# FLORA

ODER

# ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

**NEUE FOLGE. FÜNFUNDZWANZIGSTER BAND**

(DER GANZEN REIHE 125. BAND)

**ERSTES HEFT**

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 111 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlab von Prof. N. Malta

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1930

| Flora. N. F. Band 25 | Heft 1 | S. 1–216, Jena, 7. 10. 1930 |
|---|---|---|

## Inhaltsverzeichnis.


| | Seite |
|---|---|
| HAECKEL, INGEBORG, Über Iridaceen. Mit 50 Abbildungen im Text | 1—82 |
| VEH, ROBERT VON, Untersuchungen und Betrachtungen zum Blattstellungsproblem. Mit 23 Abbildungen im Text . . . . . | 83—154 |
| TROLL, WILHELM, Botanische Mitteilungen aus den Tropen. Mit 34 Abbildungen, 4 Kartenskizzen und 2 Tabellen im Text . . . | 155—216 |


*Verlag von Gustav Fischer in Jena*

# Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben

von

**Dr. Henrik Lundegårdh**
Professor in Stockholm

Zweite, verbesserte Auflage

Mit 129 Abbildungen im Text und 2 farbigen Karten

X, 480 S. gr.° 1930 Rmk 25.—, geb. 27.—

Inhalt: 1. Einleitendes und Historisches. 2. Der Lichtfaktor. 3. Der Temperaturfaktor. 4. Der Wasserfaktor. 5. Der Boden, seine Bildung und allgemeinen ökologischen Eigenschaften. 6. Die physikalische Beschaffenheit und die Durchlüftung des Bodens. 7. Die chemischen Bodenfaktoren. 8. Die Mikroorganismen des Bodens. 9. Der Kohlensäurefaktor. 10. Die leitenden Prinzipien der experimental-ökologischen Forschung. Karte 1: Verteilung der mittleren jährlichen Niederschlagsmenge über der Erde. Karte 2: Verbreitung der wichtigsten Formationstypen der Erde. — Autoren- und Sachregister. Verzeichnis der Pflanzennamen.

Prakt. Blätter der Bayer. Landesanstalt für Pflanzenbau. III, 11: Hier liegen grundlegende Forschungsergebnisse vor, die Probleme der Ökologie und der kausalen Pflanzengeographie zum Gegenstand haben und auf dem einzig zuverlässigen Wege des Experimentes, worin der Verfasser Meister ist, gewonnen worden sind. Ch.

Zeitschrift für Pflanzenernährung und Düngung. Bd. 8: . . . Auch wenn man in einigen Punkten anderer Meinung wie der Verfasser sein kann, so tut das dem Wert des Buches keinen Abbruch, dessen Lektüre dem Leser ohne Frage viele Anregungen und Belehrungen für seine Arbeiten gibt. . . . Lobend erwähnt werden muß die gute Ausstattung des Buches.

O. Lemmermann, Berlin-Dahlem

*Von demselben Verfasser erschien früher:*

**Grundzüge einer chemisch-physikalischen Theorie des Lebens.** V, 63 S. gr. 8° 1914 Rmk 2.—

**Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur.** Ein Beitrag zur Pflanzenökologie und zur landwirtschaftlichen Düngungslehre. Mit 47 Abbild. im Text. VII, 308 S. gr. 8° 1924 Rmk 8.—

**Die quantitative Spektralanalyse der Elemente** und ihre Anwendung auf biologische, agrikulturchemische und mineralogische Aufgaben. Mit 43 Abbild. im Text und 13 Tafeln. VI, 152 S. gr. 8° 1929 Rmk 18.—, geb. 20.—

402
578

Nachlaß von Prof. N. Malta

# Über Iridaceen.

Von **Ingeborg Haeckel**, München.

Mit 50 Abbildungen im Text.

Inhaltsangabe.

Seite

Einleitung . . . . . 1

1. Abschnitt. Der Aufbau des Blütenstandes der Iridaceen . . . . . 3
Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen . . . . . 7

2. Abschnitt. Die dorsiventralen Blütenstände der Ixioideen . . . 39
Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Dorsiventralität 48

3. Abschnitt. Der Embryosack der Iridaceen, insbesondere die Synergiden und ihre Beteiligung an der Befruchtung, sonstige Eigentümlichkeiten des Embryosackes und der Samenanlagen . . . . . 62

Zusammenfassung . . . . . 76

## Einleitung.

Die eigenartige Gestaltung des Perianths und die Mannigfaltigkeit in der Narbenbildung lenkten bei den Iridaceen von jeher das Hauptinteresse auf die Blüten. Der Bau des Blütenstandes wurde darüber vernachlässigt und man begnügte sich meist mit der allgemeinen Definition: bald gibt es nur terminale Einzelblüten, bald zu ährigen, traubigen oder rispenförmigen Blütenständen angeordnete Spathen. Diese Definition legt auch Pax (1888) in Engler-Prantls „Natürlichen Pflanzenfamilien“ der Einteilung der Iridaceen in drei Unterfamilien zugrunde, in die Crocoideen einerseits und die Iridoideen und Ixioideen andererseits. Pax hält sich an die grundlegende erstmalige morphologische Zusammenfassung der ganzen Familie von Eichler (1875). In den meisten übrigen floristisch-systematischen Werken wird der Blütenstandsaufbau nur ganz oberflächlich erwähnt. Das mag damit zusammenhängen, daß gerade die wenigen einheimischen Arten und Gattungen verhältnismäßig einfach gebaut sind. Die Tatsache, daß die Feststellungen Eichlers der Gesamtheit der Blütenstandsformen nicht gerecht werden, auch deren Zusammenhang untereinander nicht erkennen lassen, daß

ferner in jüngerer Zeit manche seiner Angaben widerlegt wurden, gab den Anlaß, den Aufbau des Blütenstandes der Iridaceen nochmals genau zu prüfen unter Heranziehung möglichst vieler bisher noch nicht untersuchter Gattungen. Als Weg hierfür wurde neben der vergleichenden Beobachtung der fertigen Pflanzen in erster Linie die Entwicklungsgeschichte gewählt, zumal mit Ausnahme von Gladiolus communis exakte derartige Untersuchungen für andere Vertreter nicht vorliegen. Welche Fragestellungen sich dabei im einzelnen im Anschluß an Eichler ergaben, wird in der Einleitung zu diesem Teil der Untersuchungen noch ausführlich dargelegt.

Während die Crocoideen und Iridoideen radiäre Blüten besitzen, zeichnen sich die Ixioideen größtenteils durch dorsiventrale Blüten und einseitswendigen Blütenstand aus. Am bekanntesten ist hierfür die Gattung Gladiolus, deren Blütensymmetrieverhältnisse bereits vielfach untersucht worden sind. Man stellte dabei fest, wann und in welcher Weise die Umbildung der ursprünglich radiären Blüten einsetzt, wodurch sie aber veranlaßt wird, untersuchte man nicht. So wurde eine weitere Aufgabe der vorliegenden Arbeit der experimentelle Nachweis, welche Faktoren die Dorsiventralität der Blüten und Blütenstände der Ixioideen bestimmen.

Außer durch ihre Blüten sind einige Vertreter der Iridaceen in der Literatur wohl am bekanntesten geworden durch den Bau ihrer Samenanlagen, insbesondere des Embryosackes, der wegen der Größe seiner Zellen schon zu Hofmeisters Zeiten eingehend untersucht worden ist. Da gleichwohl nur eine kleine Anzahl Gattungen und Arten hierzu herangezogen wurden, war es erwünscht, zu ermitteln, ob sich auch die übrigen Vertreter durch ähnlich große Zellen des Eiapparates, insbesondere durch große Synergiden auszeichnen, und ob ferner die von Dodel (1891) an Iris sibirica beobachtete Polyembryonie eine für diese Spezies allgemeine Erscheinung ist, wie Dodel annimmt. Gelegentlich dieser im dritten Teil besprochenen Untersuchungen wird auch auf Eigentümlichkeiten der übrigen Zellen des Embryosackes eingegangen, da sie als charakteristische, bisher noch zu wenig oder gar nicht betonte Merkmale bestimmter Gattungen erscheinen.

## 1. Abschnitt.

## Der Aufbau des Blütenstandes der Iridaceen.

Zum besseren Verständnis der Fragen, die sich an Hand der Eichlerschen Darstellung der Blütenstände der Iridaceen ergaben, insbesondere der von ihm ausführlich behandelten Gattung Iris, sei eine kurze Beschreibung des Blütenstandes einer Iris vorausgeschickt. (Vgl. Fig. 1 und den Grundriß Fig. 6.)

Fig. 1. Iris pseudacorus: Blütenstand mit drei Tochterachsen erster Ordnung, die beiden tieferstehenden mit je einer Tochterachse zweiter Ordnung.

Die Blütenstandsachse trägt mehrere, meist 3—6 Hochblätter in zweizeiliger Anordnung — entsprechend der zweizeiligen Blattstellung der vegetativen Sprosse — und endet in einer terminalen Blüte oder Blütengruppe, die von einer Hochblattscheide = Spatha umschlossen wird. Die beiden die Spatha bildenden Hochblätter stehen dicht übereinander und unterscheiden sich in Größe und Gestalt von den übrigen Hochblättern. Während diese noch einen Spreitenteil besitzen, der um so kürzer ist, je höher sie an der Infloreszenzachse stehen, fehlt er den Spathablättern vollständig, sie sind daher klein und können außerdem bei manchen Spezies vollständig oder teilweise häutig ausgebildet sein. In der Achsel der oberen Hochblätter steht häufig eine Seitenachse, die mit einem adossierten Vorblatt beginnt und ebenso wie die Hauptachse mit einer von einer Spatha umschlossenen Blütengruppe endet. In seltenen Fällen wie bei der abgebildeten Iris pseudacorus L. ist dieses adossierte Vorblatt fertil und enthält einen Achselsproß, der wieder mit einem adossierten Vorblatt einsetzt und analog der Seitenachse erster Ordnung gebaut ist. An den Tochterachsen von Iris folgen also drei Hochblätter aufeinander, ebenfalls in $^1/_2$-Stellung, das Vorblatt und die beiden Spathablätter.

Unter Spatha versteht man im allgemeinen die aus ein oder zwei Hochblättern gebildete Scheide, die die jungen Infloreszenzen vieler Monokotyledonen umgibt, wobei mit der Bezeichnung Hochblätter nur angedeutet sein soll, daß es sich um das oder die beiden obersten Blätter der Infloreszenzachse handelt. Denn die Spatha kann aus verschiedenartigen Elementen zusammengesetzt sein. Z. B. werden die Spathen der Amaryllidaceen von den zwei Hochblättern der nicht zur Ausbildung gelangten Terminalblüte gebildet, von Eichler und Pax auch Vorblätter — weil die ersten Blätter des Schaftes — genannt. Beide sind sie fruchtbar, d. h. werden zum Deckblatt einer neuen Blüte, die sich dann schraubelig weiter verzweigt, indem jeweils das eine ihrer beiden Vorblätter eine Achselblüte entwickelt usw. Auf diese Weise kommt die bekannte Doppelschraubel zustande, von der aber meist nur wenige Glieder ausgebildet sind. Bei der Gattung Allium unter den Liliaceen hingegen setzt sich die Spatha aus zwei sterilen Hochblättern zusammen, oberhalb derer erst die eigentliche Infloreszenz mit Blüten und Vorblättern beginnt, deren komplizierter Aufbau aus einer Kombination von Dichasium mit Schraubel oder Wickel besteht, wie neuerdings E. Weber (1929) gezeigt hat. Ferner kann die Spatha aus zwei Blättern nachträglich zu einem verschmolzen sein, z. B. Leucojum. Bei den Araceen besteht sie von vornherein aus einem einzigen vielfach mächtig entwickelten Hochblatt. Aus einem Blatt wird auch die Spatha mancher Gräser gebildet. Auch hier stellt sie nach Goebel (1884) nichts anderes dar als den Scheidenteil eines Laubblattes, dessen Spreitenteil verkümmert ist.

Die Spatha der Gattung Iris und der Iridoideen überhaupt, einschließlich der von ihr umgebenen terminalen Blüte oder Blütengruppe, wird im folgenden kurz terminale Spatha genannt, im Gegensatz zu den seitlichen Spathen, d. i. den von einer Spatha umgebenen seitlichen Blüten der Ixioideen. Außer dem adossierten Vorblatt, das die Seitenachsen einleitet, treten Vorblätter innerhalb der mehrblütigen Spathen auf, die gleichfalls zweikielig ausgebildet sind und jeweils gegen die nächstältere Blüte adossiert stehen. Will man diese Stellungsverschiedenheit der Vorblätter deutlicher zum Ausdruck bringen, so kann man, wie dies Buchenau (1865) für die Juncaceen tut, und wie auch Eichler öfter erwähnt, für das adossierte Vorblatt der Seitenachsen die Bezeichnung Grundblatt wählen.

Über die Spatha der Iridaceen und die von ihr eingeschlossenen Blüten äußert sich Eichler in folgender Weise: „Bei den meisten Iris schließt der Stengel nach einer Anzahl disticher Hochblätter mit Gipfel-

blüte ab. Unterhalb dieser sind die beiden obersten Hochblätter zu einer Art Spatha bivalvis zusammengerückt. Das untere der beiden ist unfruchtbar, das obere hat einen Sproß in der Achsel, der nur das adossierte Vorblatt besitzt und im Falle von Unfruchtbarkeit des letzteren in eine Einzelblüte ausgeht, im Falle von Fruchtbarkeit eine Blütenfächel trägt. Diese Fächeln können durch Verschiebung schraubelartig ausfallen." Eichler unterscheidet also zwischen der Gipfelblüte und einer ihr vorhergehenden axillären Blüte, die sich fächelartig weiterverzweigen kann, bringt aber nicht zum Ausdruck, daß die Endblüte der Hauptachse zugleich auch die erste und Endblüte dieser Fächel ist. Ferner ist nicht ohne weiteres einzusehen, warum gerade das vorletzte Hochblatt = untere Spathablatt ausnahmslos steril bleibt, während doch die übrigen Hochblätter fertil werden können. Es läge hier also eine konstant gewordene Asymmetrie vor, die jedoch mit der im übrigen ausgesprochen regelmäßigen distichen Verzweigung des Blütenstandes nicht recht in Einklang zu bringen ist. Wydler (1873) stellt es als wahrscheinlich hin, daß das untere Spathablatt durch den Druck des Fruchtknotens der über ihm stehenden Endblüte steril werde. Da aber gerade der Fruchtknoten, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, sich sehr spät ausbildet, muß diese Deutung abgelehnt werden. Eichler betont deutlich den Unterschied zwischen dem Achselsproß des oberen Spathablattes und dem der übrigen Hochblätter. Er hebt hervor, daß sich gegenüber dem Achselsproß des oberen Spathablattes, der nur das adossierte Vorblatt besitzt, in den Winkeln der unteren Hochblätter Zweige entwickeln, die nicht nur das adossierte Vorblatt, sondern noch zwei distich anschließende Hochblätter tragen, die unter der Endblüte der Seitenachse wiederum eine Spatha bivalvis bilden. Schon dieser Befund kann aber die Frage veranlassen, ob wir es denn bei dem oberen Spathablatt und den unteren Hochblättern wirklich mit gleichwertigen Hochblättern zu tun haben. In diesem Zusammenhang wird auch die Bemerkung Eichlers verständlich, daß es teils Arten mit behüllter, teils mit unbehüllter Blüte gibt, solche also, wo außer dem Vor- oder Grundblatt noch eine zweiblättrige Blütenhülle = Spatha unterhalb der Blüte vorhanden ist und solche, wo dieser nur ein Vorblatt vorangeht. Leider führt Eichler hierfür keinerlei Beispiele an. Er erwähnt auch nichts von dem Auftreten der Spatha bei anderen Iridaceen im Gegensatz zu Pax, der u. a. auch die aus Deckblatt und Vorblatt gebildete Hülle der seitlichen Blüten von Gladiolus als Spatha bezeichnet. Die Spatha von Gladiolus wäre demnach keine der Irisspatha homologe Bildung, denn sie setzt sich aus zwei Hochblättern

zusammen, die verschiedenen Achsen angehören. Vergleicht man den Blütenstand einer Iris mit dem von Gladiolus, so endet hier die Hauptachse in einer terminalen, meist vielblütigen Spatha, dort schließt sie mit einer reichblütigen Ähre ab, an der in zweizeiliger Anordnung die zahlreichen einblütigen Spathen sitzen, aber eine Endspatha fehlt.

Wie hängen nun diese beiden durchaus verschiedenen Typen zusammen, welcher ist der primäre? Stellt die Irisinfloreszenz vielleicht einen abgeleiteten Typ dar, ist demzufolge ihre Spatha erst sekundär endständig geworden? Damit wird gleichzeitig in Frage gestellt, ob die sogenannte Irisgipfelblüte wirklich als Endblüte des Blütenstandes aufgefaßt werden darf. Nur die spezielle Entwicklungsgeschichte und vor allem der entwicklungsgeschichtliche Vergleich mit anderen reicher gegliederten Vertretern der Iridoideen kann hierüber entscheiden.

Bei Fertilität des Vorblattes der zweiten Spathablüte tritt nach Eichler in der Achsel des oberen Spathablattes eine Blütenfächel, d. h. eine monochasiale Infloreszenz auf. Das Monochasium, das zu den sympodialen Blütenständen gehört, kommt bekanntlich dadurch zustande, daß ein einziger Seitensproß, der einem der Endblüte der Hauptachse vorangehenden Hochblatt entspringt, das Verzweigungssystem fortsetzt. Er endet in einer terminalen Blüte, der ein Hochblatt vorangeht, in dessen Achsel abermals ein Seitensproß entspringt, der sich genau so wie der vorhergehende verhält usw. Je nachdem nun die Tochterachse immer auf die gleiche oder abwechselnd auf die entgegengesetzte Seite der Mutterachse fällt, wobei die Mediane der Tochterachse die der Mutterachse jeweils unter einem bestimmten Winkel schneidet, entsteht entweder die Schraubel oder die Wickel. Fallen die Medianen aber zusammen, so wird aus ersterer die Fächel, aus letzterer die Sichel. Läge nun bei Iris eine echte Fächel vor, so müßte die Achselblüte des adossierten zweikieligen Vorblattes median vor dasselbe fallen, wie auch Eichler in seinem Diagramm angibt. Daß sie tatsächlich seitlich, d. h. vor dem einen der beiden Kiele steht, und zwar immer vor dem gleichen innerhalb einer Teilinfloreszenz, nicht aber vor dessen Mitte, zeigte in neuerer Zeit Rüter (1918). Nach Rüter liegt also eine schraubelige Verzweigung vor, die später durch Verschiebung fächelförmig werden könne, aber nicht umgekehrt. Sie untersuchte jedoch lediglich ein Stadium, wo alle Schraubelblüten bereits ausgebildet waren, sodaß dahinsteht, ob sie schon von vornherein so angelegt werden. Iris wird in der Literatur allenthalben als Beispiel für Fächelbildung angeführt, sodaß auch aus diesem Grunde eine genauere Prüfung notwendig erscheint.

Ein vielfach diskutierter Gegenstand ist das adossierte zweikielige Vorblatt der Iridaceen. Am Irisblütenstand treten, wie erwähnt, Vorblätter erstens innerhalb der Spathablüten auf, zweitens an der Basis der Tochterachsen. Aus dem distichen Anschluß des Vor- oder Grundblattes an die Spathablätter der betreffenden Seitenachse folgert Eichler, daß es ein einheitliches Organ sein müsse, trotzdem Payer seine Entstehung aus zwei Primordien beobachtet habe. Außerdem stehe bei Fertilität des Vorblattes ein gegebenenfalls auftretender Achselsproß stets vor der Mitte des Vorblattes. Daß letzteres nicht zutrifft, wurde bereits erörtert. Für die Einheitlichkeit des Blütenvorblattes führt er ferner dessen Anschluß an das Perigon der zugehörigen Blüte an, indem er sagt, daß der unpaare äußere Perigonteil trotz Payers gegenteiliger Annahme gewiß der erste sei, wie auch Pax im Anschluß an Eichler hervorhebt. Bestätigt wurde diese zunächst rein theoretische Folgerung durch Heinricher (1879), der bei Iris, deren äußeres Perigon in der Regel gleichzeitig auftritt, ein leichtes Voraneilen des unpaaren Abschnittes beobachtete. Dagegen hat er in Übereinstimmung mit Payers Beobachtungen an Gladiolus auch für Iris die Entstehung des Blütenvorblattes aus zwei Primordien festgestellt. Rüter untersuchte nur das später einheitliche Vorblatt der vegetativen Region. Es blieb also festzustellen, ob auch das Vor- oder Grundblatt der Seitenachsen des Blütenstandes ebenso wie das Blütenvorblatt aus zwei Anlagen hervorgeht und ob sich ferner auch andere Gattungen ebenso verhalten wie Gladiolus und Iris. Zur Erkenntnis der ganzen Organisation des Blütenstandes der Iridaceen ist es wichtig, ob das adossierte Vorblatt ein einheitliches oder ursprünglich zwei getrennte Vorblätter darstellt, besonders im Hinblick auf die bei Fertilität stattfindende Weiterverzweigung aus jeweils einunderselben Vorblatthälfte.

Junge Infloreszenzen von Iris findet man durchschnittlich 8 Wochen, nachdem die diesjährige Pflanze verblüht ist, also, wenn die einzelnen Spezies zwischen Ende Mai und Anfang August ihre Blütezeit hatten, etwa in der Zeit von Mitte Juli bis Anfang Oktober. Zunächst soll die Entwicklungsgeschichte der terminalen mehrblütigen Spatha gesondert betrachtet werden, alsdann Stellung und Verhältnis der einzelnen Spathen untereinander und im Gesamtaufbau des Blütenstandes. Die Wahl der Spezies erwies sich für die Entwicklungsgeschichte als gleichgültig. Es wurden hauptsächlich Iris Bulleyana Dykes, laevigata Fich. f. Kaempf., caroliniana S. Wats., orientalis Thbg., pseudacorus L. herangezogen.

Die Entwicklung der Spatha und der von ihr eingeschlossenen Blüten (Fig. 2 a—f) beginnt mit der Ausgliederung des unteren Spathablattes $S_1$ in Form eines ringförmig den Vegetationskegel umfassenden, an der einen Flanke ansteigenden Walles. Fig. 2 a zeigt den Augenblick, wo das obere Spathablatt $S_2$ in Erscheinung tritt als schwacher Wulst, der aber im Gegensatz zu $S_1$ den Vegetationskegel $K_1$ zunächst kaum halbkreisförmig umfaßt. Während er sich deutlicher herauszubilden beginnt, tritt am Scheitel des Vegetationskegels eine Einkerbung auf (Fig. 2 b). Sie führt schließlich zu seiner Trennung in einen größeren über das untere Spathablatt fallenden Komplex, der sich bald zur ersten Blüte, der Endblüte 1 ausbildet, und in einen kleineren über das obere Spathablatt fallenden $K_2$, den Rest des ursprünglichen Vegetationskegels (Fig. 2 c, d). Dieser schließt sich der ihm zugekehrten Seitenfläche der Blüte 1 anfangs noch vollkommen an und beginnt sich erst zu differen-

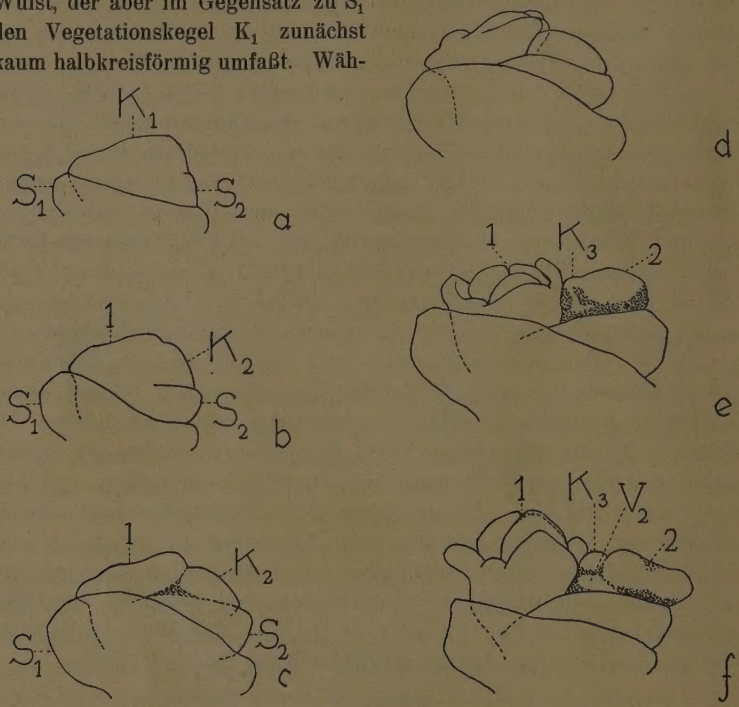



Fig. 2 a—f. Entwicklung der Spatha und der Spathablüten von Iris: $S_1$ = unteres $S_2$ = oberes Spathablatt, $K_1$, $K_2$, $K_3$ = Vegetationskegel vor Ausgliederung der Blüte 1, 2, 3, $V_2$ = Vorblatt der Blüte 2.

zieren, wenn bei der Blüte 1 die Höcker der Anlagen des äußeren Perigons, der Antheren und des inneren Perigons deutlich ausgeprägt sind (Fig. 2 e). An der Grenzfläche von $K_2$ gegen die Endblüte entstehen jetzt als kleine Vorsprünge die ersten getrennten Anlagen des später einheitlichen Vorblattes $V_2$ (Fig. 2 f, Fig. 3). Ferner gliedert sich, wie bei der Entstehung von Blüte 1, auch der restliche Vegetationskegel $K_2$ wiederum in zwei Teile, von denen sich der größere alsbald zur Blüte 2 ausgestaltet. Erst jetzt schließen die Ränder des oberen Spathablattes an der Basis der Blüte 1 zusammen. So weit verläuft die Infloreszenzentwicklung vollkommen in Übereinstimmung mit der übrigen distichen Anordnung der Organe der vegetativen Region. Erste und zweite Blüte alternieren genau um 180° (Fig. 3). Der restliche Vegetationskegel $K_3$ zwischen beiden jedoch, aus dem die dritte und folgende Blüten entstehen sollen, zeigt bald exzentrisches Wachstum (Fig. 4) und rückt dadurch in die eine Achsel — bald ist es die rechte, bald die linke — des inzwischen zu einem einheitlichen Organ verwachsenen Vorblattes $V_2$. Nun wird abermals ein Vorblatt $V_3$ ausgegliedert, adossiert gegen die nächstältere Blüte 2, es entsteht Blüte 3, und der restliche Vegetationskegel, aus dem Blüte 4 und die folgenden hervorgehen sollen, fällt in die eine Ecke des Vorblattes $V_3$, und zwar in die entsprechende, also in die rechte, wenn auch Blüte 3 in der rechten steht, usf., bis das embryonale Gewebe aufgebraucht ist. Blüte 3 zeichnet sich also dadurch aus, daß ihre Anlage noch in der Mediane von 1 und 2 entsteht und erst mit der vollständigen Abtrennung von Blüte 2 exzentrisch wird, während die vierte und die folgenden Blüten von vornherein außerhalb der Mediane der beiden vorhergehenden Blüten abgegliedert werden. Der Querschnitt durch eine jugendliche Spatha mit annähernd fertig entwickelten Blüten zeigt daher von der 3. Blüte ab schraubelige Stellung (Fig. 5). Dabei wird das Vorblatt der Blüte 2, das adossiert ist gegen Blüte 1, zum Deckblatt von Blüte 3, analog Vorblatt $V_3$ zum Deckblatt von Blüte 4 usf. Daß analoge Verhältnisse unter den Monokotylen auch sonst vorkommen, zeigt ein Vergleich mit

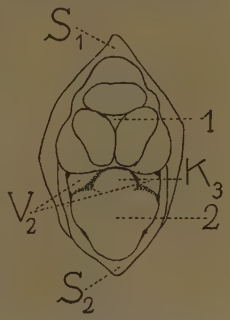



Fig. 3. Spatha im Stadium der Fig. 2 e in der Aufsicht.

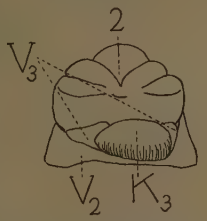



Fig. 4. Etwas ältere Spatha: Blüte 2 nach Entfernung der beiden Spathablätter und der ersten Spathablüte von innen gesehen, $V_3$ = Vorblatt der künftigen Blüte 3.

Scirpus prolifer, wovon Rüter einen Querschnitt durch eine Seiteninfloreszenz abbildet und wo es heißt: „Bei aufeinanderfolgenden Vorblättern sind immer die gleichen Hälften fertil. Es liegt hier also schraubelige Verzweigung vor". Bei reichblütigen Formen, wie bei Iris pseudacorus und den Gattungen Sisyrinchium und Libertia, die noch gesondert besprochen werden, bleiben die letzten Blüten auf immer jüngeren Entwicklungsstadien stehen, sodaß die jüngsten oft kaum differenziert erscheinen, während die ältesten bereits verblühen. Daß bei gegebenen Raumverhältnissen die Schraubelbildung auch schon bei der zweiten Blüte einsetzen kann, lehren Querschnitte durch die Seiteninfloreszenzen junger Blütenstände (Fig. 6), wo die Internodien der Seitenachsen sich noch nicht gestreckt haben und diese, von ihren Deckblättern ganz oder teilweise eingehüllt, der Abstammungsachse dicht anliegen. Das obere Spathablatt $S_2$, das wie das adossierte Vorblatt der Hauptachse zugekehrt liegt, ist hier vorübergehend zweikielig, was bereits Eichler erwähnt und als einen Beweis für die Einheitlichkeit auch des adossierten zweikieligen Vorblattes anführt. Im fertigen Zustand steht die zweite Blüte der ersten wieder annähernd diametral gegenüber, ein Zeichen, daß die Infloreszenz, sobald die hemmende Hauptachse wegfällt, und solange sie selbst wachstumsfähig ist, ihre ursprüngliche Tendenz geltend macht, wie sie bei der von

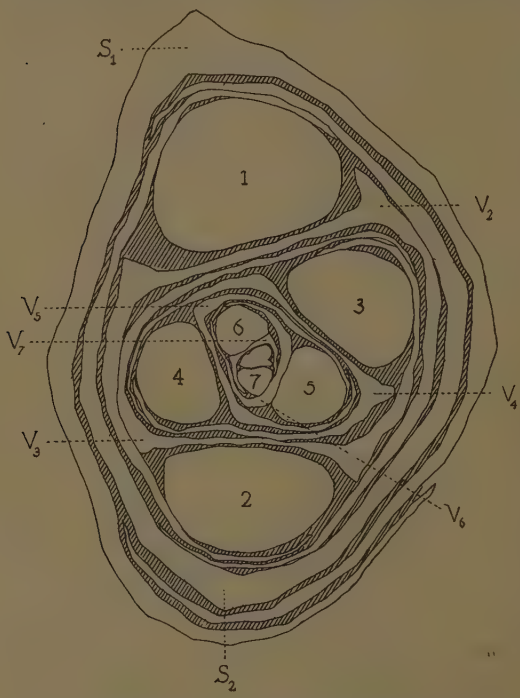



Fig. 5. Querschnitt durch eine ältere Spatha von Iris pseudacorus: 1—7 = Blüten, $V_2$—$V_7$ = Vorblätter der Blüten 2—7.

keiner Seite behinderten Endinfloreszenz von vornherein zum Ausdruck kommt.

Niemals zeigte sich bei der Untersuchung der sämtlichen Entwicklungsstadien, trotzdem besonders darauf geachtet wurde, ein freies

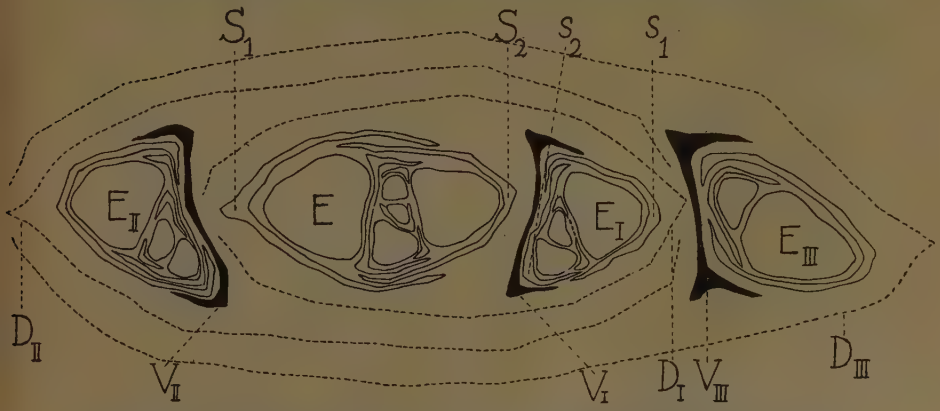



Fig. 6. Iris orientalis, Querschnitt durch einen jungen Blütenstand: $E$ = Endinfloreszenz der Hauptachse, $S_1$, $S_2$ = deren Spathablätter, $EI$, $E_{II}$, $E_{III}$ = Endinfloreszenzen der Tochterachsen I, II, III, $s_1$, $s_2$ = deren Spathablätter, $D\,I$—$D_{III}$ = abpräparierte Deckblätter der Tochterachsen.

Achsenende oder wenigstens eine Andeutung davon, sodaß das Vorhandensein einer Endblüte bei Iris nicht bestritten werden kann. Dagegen muß die Endblüte der Hauptachse zugleich auch als Endblüte der zymösen Teilinfloreszenz (= Schraubel) innerhalb der Spatha betrachtet werden und nicht, wie Eichler angibt, die oberste Seitenblüte (= Blüte 2). Denn einmal entsteht Blüte 2 später als 1 und vor allem auch später als die Anlagen der tieferstehenden Seitenachsen (vgl.

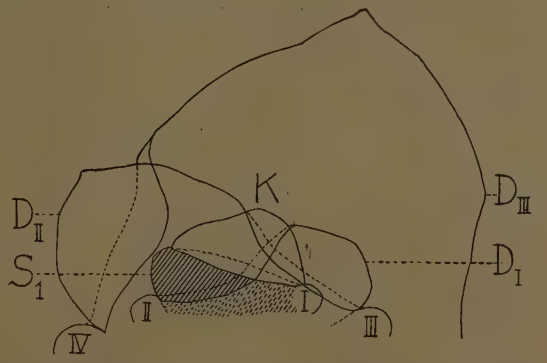



Fig. 7. Iris Bulleyana Dykes, erste Anlage der Gesamtinfloreszenz: $K$ = Vegetationskegel der Hauptachse, von dem sich erst das untere Spathablatt $S_1$ der Endspatha abgegliedert hat, $I$—$IV$ = Anlagen der Tochterachsen, $D\,I$—$D_{III}$ = die dazugehörigen Deckblätter, das unterste $D\,IV$ entfernt.

Fig. 7), und ferner gehen 3. und 2. Blüte ebenso aus einem gemeinsamen Vegetationskegel hervor wie 2. und 1., was nur bei zymöser Verzweigung der Fall sein kann. Während das untere Spathablatt gleich den übrigen Hochblättern von vornherein als ringförmiger Wall die Hauptachse umgibt, schließen die Ränder des oberen Spathablattes erst sehr spät zusammen, letzteres kann also nicht als ein den übrigen gleichwertiges Hochblatt aufgefaßt werden. Seine endgültige Definition wird der Vergleich mit den ursprünglicheren Infloreszenzen von Libertia ergeben.

Wie innerhalb der Spatha sich zuerst die Endblüte entfaltet, also eine der zymösen Verzweigung entsprechende basipetale Tendenz vorliegt, so blüht auch innerhalb des gesamten Blütenstandes die Spathaendblüte der Hauptachse eher auf als die der Seitenachsen. Dieses Verhalten geht darauf zurück, daß im Verlauf der Entwicklung die Endinfloreszenz gegenüber den Seiteninfloreszenzen stark gefördert ist. Untersucht man einen ganz jungen Blütenstand im Stadium der Fig. 7, so fällt der riesige Größenunterschied auf zwischen dem terminalen Vegetationskegel und den Anlagen der Seiteninfloreszenzen, die als kleine halbkugelige Höcker an den beiden Flanken der noch völlig ungestreckten Hauptachse in den Achseln der Hochblätter entspringen. An diesem Stadium erkennt man deutlich, daß die Größe der seitlichen Höcker von unten nach oben abnimmt statt umgekehrt. Es liegen anfänglich noch akropetale und basipetale Entwicklungstendenz im Wettstreit, der aber bald zugunsten der letzteren endet, da ja schon von vornherein die terminale Infloreszenz auch gegenüber der untersten Seiteninfloreszenz stark bevorzugt ist. Die Differenzierung der seitlichen Anlagen beginnt erst zu einer Zeit, wo der terminale Vegetationskegel außer den beiden Spathablättern bereits die erste Blüte ausgegliedert hat. An der adaxialen Fläche der seitlichen Höcker treten zunächst als zwei getrennte Vorwölbungen die Anlagen des später einheitlichen adossierten Vorblattes des betreffenden Seitensprosses auf. Die Ausgliederung des unteren und oberen Spathablattes und schließlich der Blüten verläuft ganz analog der Terminalinfloreszenz. Der einzige Unterschied beruht darin, daß die zweite Blüte nicht wie dort in der Mediane des Blütenstandes entsteht, sondern, wie bereits erwähnt, rechts oder links außerhalb derselben. Wo wie bei Iris pseudacorus oder Iris caroliniana Tochterachsen zweiter Ordnung auftreten, entstehen sie in der einen Achsel des adossierten Vorblattes der Tochterachse erster Ordnung und beginnen ihrerseits mit einem adossierten Vorblatt, dessen Rücken gegen die Seitenachse erster Ordnung gekehrt ist.

Die Bevorzugung der Endinfloreszenz gegenüber den Seiteninfloreszenzen, die normalerweise im Laufe der Entwicklung wieder ausgeglichen wird, führt jedoch bei manchen Arten zur dauernden Unterdrückung, entweder nur der unteren, wie bei Iris sibirica, oder aber sämtlicher Seitenachsen, d. h. sie bleiben auf ganz jungen Entwicklungsstadien stehen. So kommen Formen, wie Iris pumila L., chamaeiris Bertol., chrysographes Dykes zustande, die lediglich eine einzige terminale Spatha besitzen. Eine zweite Vereinfachung, jedoch unabhängig von der eben erwähnten Reduktion der Seitenachsen, geht innerhalb der Spatha vor sich. Es gibt vielblütige Spathen, wie bei Iris pseudacorus, wo von den meist 6—8 angelegten Blüten sich 4—5 entfalten, und zwei- oder sogar nur einblütige Spathen, wie z. B. bei Iris pumila, florentina L., caespitosa Borb. Untersucht man aber solche einblütige Spathen genauer, so findet man auf jüngeren Stadien stets an der von dem oberen Spathablatt gedeckten Flanke der Blütenachse einen kleinen Höcker, den letzten Rest des ursprünglichen Vegetationskegels, von dessen Material die Endblüte so viel verbraucht hat, daß es für eine zweite nicht mehr reichte. Mit abnehmender Blütenzahl innerhalb der Spatha werden die einzelnen Blüten größer, was man sehr deutlich beim Vergleich der wenigen großen Blüten, z. B. von Iris florentina, germanica L., pallida Lam. mit den zahlreichen kleinen, z. B. von Iris pseudacorus und sibirica beobachten kann. Konstant wird die Einblütigkeit der Spathen bei Iris musulmanica Fomine, einer auch wegen ihrer völlig bifazialen Blätter interessanten Art (Fig. 8). Die Deckblätter der Tochterachsen unterscheiden sich hier von den Laubblättern nur durch ihre geringere Größe. Die Spathablätter, ebenso das Vor- oder Grundblatt sind weiße häutige Blätter im Gegensatz zu den anderen Spezies, wo sie noch ganz oder teilweise ergrünen. Die Spathen der Tochterachsen erscheinen infolge starker Verkürzung des Internodiums sitzend. Stellt man sich weiterhin vor, daß auch noch die Internodien der Hauptachse stark verkürzt werden und daß die $^1/_2$-Stellung der Blätter durch asymmetrisches Wachstum des Vegetationskegels verloren geht, so bekommt man Formen wie Crocus. Auch hier finden wir bifaziale Blätter, die aber in unregelmäßigen Divergenzen kleiner als 180° aufeinanderfolgen, und einblütige häutige Spathen um die sitzenden Blüten. Bei dem Vergleich von Iris mit Crocus sei auch rein äußerlich jener Formen gedacht, wo, wie bei Iris humilis M. B. oder Iris unguicularis, die Fruchtknoten der zweiblütigen Spathen unter der Erde bleiben und nur die analog Crocus sehr langgestreckte Kronröhre über dem Erdboden erscheint. Das soll jedoch

nicht heißen, daß sich Crocus von Iris phylogenetisch ableitet, vielmehr handelt es sich hier um eine jener Parallelerscheinungen, daß innerhalb getrennter Formenkreise, in diesem Falle der Iridoideen und Crocoideen, die Reduktion von reich zusammengesetzten zu einfachen Formen unabhängig voneinander die gleichen Bahnen einschlägt.

In der vorwiegend einblütigen Gattung Crocus finden sich eine Reihe von Spezies, die außer der Endblüte noch ein bis mehrere Seiten-

Fig. 8. Iris musulmanica, Blütenstand.

blüten haben. Das Deckblatt der obersten Seitenblüte ist bei manchen Arten als häutiges Hochblatt ausgebildet. Jeder Seitenblüte gehen ein zweikieliges Vorblatt und zwei röhrig ausgebildete Hochblätter voraus, die erstmals von Church (1908) als Spathablätter bezeichnet werden. Entweder entspringt das untere am Grunde der Blüte, das obere an der Basis des Fruchtknotens, zwischen beiden liegt also ein deutliches Internodium (Crocus vernus), oder sie sitzen beide dicht untereinander an der Basis des Fruchtknotens (Crocus hiemalis Boiss.), wie auch Schumann (1894) beschreibt. Daß diese unscheinbaren röhrigen weißen

Blätter wirklich den Spathablättern der übrigen Iridaceen entsprechen, zeigt die Entwicklungsgeschichte. Die Blattränder sind bei beiden auf frühen Stadien noch deutlich vollständig getrennt. Während sie am Blattgrund sehr bald verschmelzen, bleiben sie im oberen Teil öfter noch längere Zeit erhalten (Fig. 9). Bei den Arten, die häufig in einer Infloreszenz 3—4 Blüten tragen, z. B. Crocus zonatus Gay oder speciosus M. B., ändert sich im Falle von Zweiblütigkeit nichts an der Folge von Deckblatt, Vorblatt und Spathablättern der Seitenblüte und den Spathablättern der Endblüte. Hingegen weisen Arten, deren Infloreszenzen in der Regel nur einblütig auftreten, wie Crocus vernus oder medius Balb., im Falle von Zweiblütigkeit Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der Spatha beider Blüten auf. Schumann, der sich hauptsächlich für die Entstehungsfolge der einzelnen Perigonteile interessiert und ihren Anschluß an das letzte Hochblatt (= obere Spathablatt), gibt für Crocus vernus folgendes an: die Seitenblüte, wenn eine solche auftritt, steht in der Achsel des unteren Hochblattes (= unteren Spathablattes) der Endblüte, auf das bei der Seitenblüte noch zwei Blätter — unteres und oberes Spathablatt —, bei der Endblüte noch eines, das obere Spathablatt, folgt. Diese Deutung tritt aber erstens in Widerspruch zu der allerorten vertretenen oben erwähnten Sterilität des unteren Spathablattes und zweitens verträgt sie sich nicht mit den tatsächlichen Stellungsverhältnissen. Man vergleiche das schematische Diagramm der aus Vielblütigkeit hervorgegangenen Zweiblütigkeit von Crocus zonatus (Fig. 10a) mit der Zweiblütigkeit von Crocus vernus (Fig. 10b). Der paarige Teil des äußeren Perigons der Endblüte ist konstant dem paarigen Teil des äußeren Perigons der Seitenblüte zugekehrt. Wäre wirklich das Deckblatt der Seitenblüte identisch mit dem unteren Spathablatt der Endblüte, so müßte die Seitenblüte gerade auf der entgegengesetzten Flanke der Endblüte stehen, also gegen den unpaaren äußeren Perigonteil, was aber niemals vorkommt. Denn stets fällt der unpaare Teil des äußeren Perigons über das untere Spathablatt, der paarige über das obere, wie bei allen Iridaceen. Das Deck-

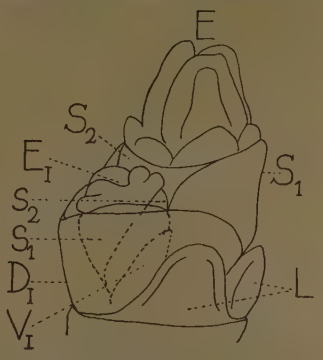



Fig. 9. Crocus zonatus: $E$ = Endblüte der Hauptachse, $S_1$, $S_2$ = ihre Spathablätter, $E_I$ = Endblüte der Tochterachse I, $s_1$, $s_2$ = deren Spathablätter, $V_I$ = Vorblatt, $D_I$ = Deckblatt der Tochterachse I, $L$ = Laubblätter.

blatt der Seitenblüte kann also nur als Hochblattdeckblatt gedeutet werden, wie bei den übrigen mehrblütigen Formen. Das darauffolgende Vorblatt — im fertigen Zustand nur noch als kleine adaxiale Schuppe zu erkennen — ist bei Crocus vernus ausgefallen. Die beiden folgenden Blätter stellen unteres und oberes Spathablatt dar. Des öfteren fand ich aber auch an der Seitenblüte nur ein einziges Hochblatt, das an der Basis des Fruchtknotens inseriert war, sodaß man das untere als unterdrückt betrachten muß. Bei der Endblüte ist nur das obere Spathablatt regelmäßig ausgebildet, das untere fehlt bei Zweiblütigkeit konstant. Bei Einblütigkeit tritt es fast stets auf, was vielleicht auch mit Veranlassung gegeben hat, das Deckblatt der Seitenblüte dafür an-

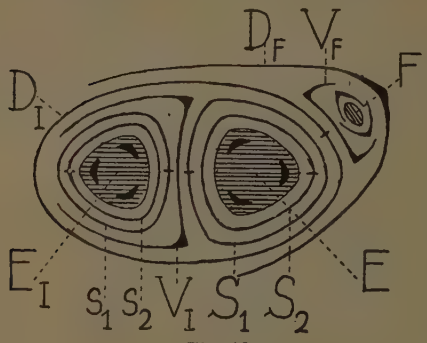


Fig. 10a.

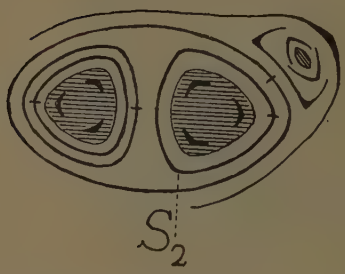


Fig. 10b.

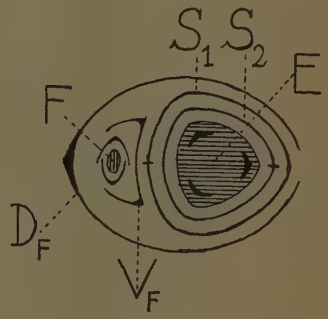


Fig. 10c.

Fig. 10a—c. Schematische Querschnitte durch den Blütenstand: a von Crocus zonatus zweiblütig, b von Crocus vernus zweiblütig, c von Crocus vernus einblütig. Die Verwachsungsstelle der Blattränder der Spathablätter und des Deckblattes der Tochterinfloreszenz I durch — gekennzeichnet.

zusprechen, zumal schon in ziemlich frühem Zustand die Blattränder zur Röhre verwachsen, sodaß man die eigentliche Blattmitte nicht mehr feststellen kann. Dagegen fand ich zweimal auch einblütige Formen, wo nur noch das obere Spathablatt ausgebildet war. Auch Church gibt an, daß das basale Spathablatt von End- und Seitenblüte manchmal fehlen könne. Das untere Spathablatt neigt demnach ebenso wie

das Vorblatt der Seitenblüte zum Zugrundegehen. Immerhin ist es erstaunlich, daß man keinerlei Spuren des verschwundenen Blattes findet. Leider standen mir von dem besonders untersuchenswerten Crocus vernus nicht mehr alle Stadien in genügender Zahl zur Verfügung, im Gegensatz zu den vielblütigen Formen, da ich zu spät auf diese Besonderheit aufmerksam wurde. Außerdem läßt sich auf den ganz frühen Stadien nicht leicht unterscheiden, ob man eine Blüte mit Seitenblüte oder eine

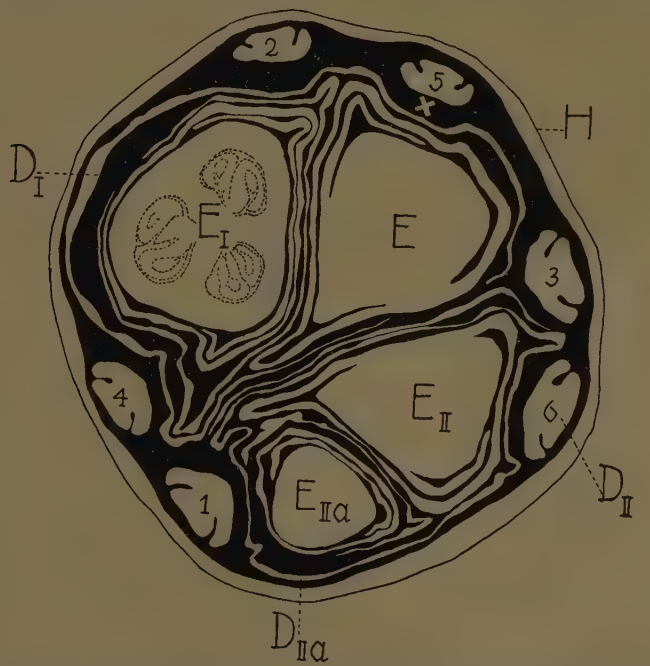



Fig. 11. Crocus zonatus, Querschnitt: $E$ = Endblüte der Hauptachse, $E_I$, $E_{II}$, $E_{IIa}$ = Endblüte, $D_I$, $D_{II}$, $D_{IIa}$ = Deckblätter der Tochterachsen I, II, IIa. 1—6 = Laubblätter, 6 gleichzeitig Deckblatt von II, der Erneuerungssproß in der Achsel von 5 durch $\times$ angedeutet, H = höchstes Niederblatt.

Blüte mit Erneuerungssproß des nächsten Jahres, der ja ebenfalls seitlich in der Achsel eines Blattes (Laubblattes) entsteht, vor sich hat. Es wäre wünschenswert, Crocus vernus, der sich bekanntlich von dem wilden Crocus albiflorus herleitet, einmal entwicklungsgeschichtlich an seinem natürlichen Standort zu verfolgen. An einem fertigen zweiblütigen Exemplar unseres einheimischen albiflorus Kit. beobachtete ich

das gleiche Verhalten wie bei vernus; doch kommen zweiblütige Exemplare in der Natur verhältnismäßig selten vor. Analog Crocus vernus verhielten sich ferner zweiblütige Formen von Crocus medius.

Die primitive Beschaffenheit des Deckblattes der Seitenblüte — es ist chlorophyllfrei und häutig — kann ebenfalls nicht als Beweis für seine Spathablattnatur angeführt werden. Denn auch bei vielen mehrblütigen Formen, wie Crocus zonatus und speciosus, ist das Deckblatt der obersten Seitenblüte häutig, das der übrigen tieferstehenden dagegen ein reguläres Laubblatt. An Crocus imperati Ten. kann man sehr gut den Übergang vom Laubblattdeckblatt in das Hochblattdeckblatt sehen, indem dort das häutige Deckblatt der obersten Seiteninfloreszenz häufig noch ein Spreitenrudiment in Gestalt eines grünen Spitzchens trägt. Bei Crocus können zuweilen auch die Seitenachsen erster Ordnung, die normal in einer einzigen spathaumschlossenen Blüte enden, nochmals verzweigt sein, was Schumann bereits kurz erwähnt. Der auf dem Querschnitt (Fig. 11) dargestellte Blütenstand von Crocus zonatus hat außer der Endblüte E noch zwei Seiteninfloreszenzen, die obere I in der Achsel des erwähnten häutigen Deckblattes, die untere II in der Achsel eines Laubblattes. Letztere gibt ihrerseits wieder einen Seitenblütensproß II a ab, der ebenfalls in der Achsel eines häutigen Hochblattes steht. Tochterachse II wiederholt also das Verhalten von Endblüte und Tochterachse I. Dieser Bau läßt auf ursprünglich reicher gegliederte Blütenstände innerhalb der Crocoideen schließen, eine Annahme, die durch Romulea Bulbocodium bestätigt wurde.

Während die blühende Pflanze von Romulea Bulbocodium Seb. et Maur. nur ein oder zwei Blüten aufweist, findet man an jugendlichen Exemplaren in der Achsel der drei obersten laubblattähnlichen Hochblätter meist 2—4 Blüten, die ihrerseits Tochterachsen erster bis dritter Ordnung abschließen und ebenso wie bei Crocus von einer Spatha umgeben sind. Die Deckblätter der Tochterachsen (Fig. 12) zeigen aber im Gegensatz zu Crocus noch die ursprüngliche zweizeilige Stellung. Die Tochterachsen erster Ordnung setzen mit einem Vorblatt ein, das noch Hochblattgestalt hat; an seiner Basis ist es schwach zweikielig, läuft jedoch nur über dem einen Kiel in eine Spitze aus im Gegensatz zu den beträchtlich kleineren Vorblättern zweiter Ordnung, die deutlich zweikielig sind und stumpf enden ohne ausgesprochene Blattspitze. Die Mediane der Tochterachsen erster Ordnung ist mehr oder weniger transversal zur Mediane der Hauptachse orientiert. Die Verzweigung des Blütenstandes nimmt von unten nach oben ab (Fig. 12), die Ent-

faltung dagegen verläuft auch hier wieder basipetal. Zur Blüte gelangen später nur die Endblüte (E) und die oberste Seitenblüte (I), wie sie beim zweiblütigen Crocus allein von vornherein angelegt werden. In der Beschränkung der Blütenentfaltung ist also die Reduktion schon angedeutet, die schließlich zur völligen Unterdrückung der Tochterachsen und damit zum einblütigen Crocus führt. Die Crocoideen stimmen also im Bau des Blütenstandes weitgehend mit den Iridoideen überein, unterscheiden sich aber von ihnen durch die konstante Einblütigkeit der Spatha, ein Merkmal, das sie andererseits wieder mit den Ixioideen teilen.

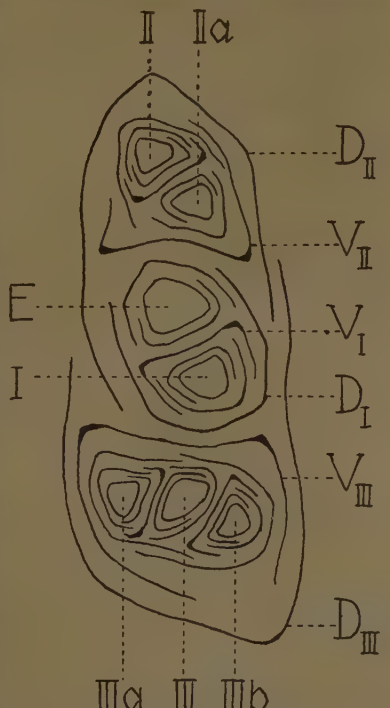



Fig. 12. Romulea Bulbocodium: Querschnitt durch den Blütenstand.

Im Anschluß an diese wenig oder gar nicht verzweigten stark reduzierten Gattungen der Familie sollen jetzt die Vertreter der Iridoideen mit reichblütigen Spathen und reicher Verzweigung besprochen werden. Zu den ersteren gehört auch die Gattung Sisyrinchium, wovon die Spezies anceps Cav. und californicum ht. entwicklungsgeschichtlich untersucht wurden. Es konnte für Spatha und Spathablüten genau der gleiche Entwicklungsgang wie bei Iris festgestellt werden. Äußerlich unterscheidet sich Sisyrinchium dadurch, daß nur zwei Seiteninfloreszenzen angelegt werden, die bei anceps gar nicht, bei californicum in der Regel zur Entwicklung gelangen, ferner daß der Infloreszenzstiel kladodienartig ausgebildet ist und das untere Spathablatt an seiner Basis verwachsene Ränder hat, sodaß es als direkte Fortsetzung des Stengels erscheint. Bei Sisyrinchium californicum enden die Seitenachsen wieder in einer terminalen mehrblütigen Spatha; manchmal gehen dieser noch ein oder zwei Hochblätter voraus, in deren Achsel eine verkümmernde Seiteninfloreszenz zweiter Ordnung sitzt. Die oberste

Seitenachse übergipfelt meist die Hauptachse. Das Vorblatt der Tochterachsen von Sisyrinchium ist zunächst asymmetrisch zweikielig ausgebildet. Der eine Kiel wird in der Entwicklung gegenüber dem anderen stark bevorzugt, sodaß man auf älteren Stadien (Fig. 13) meist nur mehr eine Spitze findet. Gegenüber Iris fällt von der frühesten Entwicklung ab ein stärkerer Form- und Größenunterschied zwischen den beiden Spathablättern auf, der erst kurz vor der Entfaltung ausgeglichen wird (Fig. 13). Bei anderen Spezies aber ist auch im fertigen Zustand das untere Spathablatt bedeutend größer und hochblattähnlicher als das obere. Stets beobachtete ich, daß die Vorblätter innerhalb der Spatha, was schon mit dem oberen Spathablatt beginnt, nach innen zu immer häutiger werden, sodaß zuletzt nur mehr an den beiden Kielen ein schmaler grüner Streifen zu sehen ist, das untere Spathablatt demgegenüber aber stets ganz grün bleibt. Also auch hier ein Hinweis auf die Verschiedenwertigkeit der beiden Spathablätter.

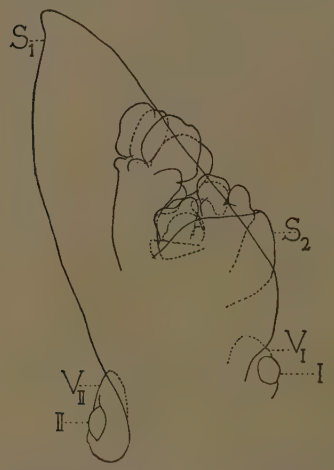



Fig. 13. Sisyrinchium anceps, junger Blütenstand: *I*, *II* = Anlage der Tochterachsen, die auf diesem Stadium stehen bleiben, $V_I$, $V_{II}$ = deren Vorblatt.

Innerhalb der Spatha ist entgegen den Angaben Schumanns (1890), der Sisyrinchium anceps eingehend beschreibt, die schraubelige Anordnung der Blüten von vornherein besonders klar und deutlich ausgeprägt (Fig. 14). Schumann geht für die Deutung des Infloreszenzaufbaues von einem sehr ungünstigen, weil irreführenden Jugendstadium aus: erste und zweite Blüte sind bereits differenziert, zwischen beiden liegt der völlig ungegliederte, noch nicht exzentrisch gewordene Komplex, aus dem bald Blüte 3, 4 usw. hervorgehen werden, also das Zwischenstadium zwischen Fig. 3 und 4 von Iris. Übersieht man dabei die bereits vorhandenen beiden Höcker der Vorblattanlage, die in der Aufsicht immer schwer zu erkennen sind, so kann gerade dieses Stadium ohne Kenntnis der vorhergehenden und nachfolgenden zu der Auffassung veranlassen, daß bei Sisyrinchium eine, wenn auch sehr gestauchte Hauptachse vorliege und daß die bereits vorhandenen Blüten deren Seitenblüten seien. So schließt Schumann, daß die Infloreszenz von Sisyrinchium eine distiche Dolde oder eine zweizeilige Traube

mit stark verkürzter Spindel ist, also razemösen Bau hat, und keine Fächel. Noch eine Bemerkung Schumanns sei erwähnt, weil sie gerade das für nebensächlich erklärt, was für die Entscheidung zwischen zymösem und razemösem Bau der Infloreszenz wichtig ist: „Auf welche Weise der Körper in der Achsel des letzten Blattes (gemeint ist das obere Spathablatt) entsteht, ob durch deutliche Sprossung am Blattgrund oder durch Spaltung des Vegetationskegels, ist gleichgültig". Im Unterschied zum monopodial gebauten Verzweigungssystem, wo seitliche Anlagen unterhalb eines an der fortwachsenden Spitze befindlichen Vegetationskegels auftreten, wird aber bei sympodialen Systemen, z. B. beim Monochasium, der Vegetationskegel in zwei ungleiche Teile zerlegt, deren größerer die Endblüte liefert, deren kleinerer die Fortsetzung des Verzweigungssystemes übernimmt, wie bereits für Iris dargestellt wurde.

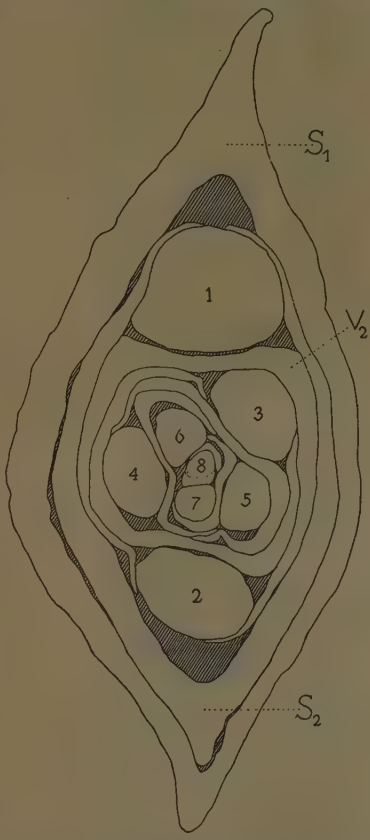



Fig. 14. Sisyrinchium californicum, Querschnitt durch die Endspatha der Hauptachse.

Ganz analog Sisyrinchium erwies sich der Blütenstandsaufbau der nur an Größe bedeutend überlegenen Tigridia Pavonia, Ker. Gawl., die ebenfalls entwicklungsgeschichtlich untersucht wurde. Nur werden hier innerhalb der Endspatha wiederum im Zusammenhang mit der außerordentlichen Größe der Einzelblüte weniger Blüten angelegt und gelangen weniger zur Entfaltung. Die tiefer stehenden Seiteninfloreszenzanlagen bleiben wie bei Sysyrinchium anceps unentwickelt.

Neben der vielfach großen Blütenzahl innerhalb der Spathen zeichnen sich viele der tropischen und subtropischen Vertreter durch

einen reich gegliederten Blütenstand aus, der den betreffenden Pflanzen ihren charakteristischen, von einer einfachen Iris stark abweichenden Gesamthabitus verleiht. Bei Witsenia corymbosa Smith z. B. bildet der Blütenstand eine Art Ebenstrauß, dadurch daß die der Hauptachse entspringenden vier Seitenachsen, die an der Basis sowohl wie an der Spitze dicht mit vielblütigen Spathen besetzt sind, in ihrer Länge von unten nach oben abnehmen. Bei anderen Gattungen wieder erscheinen die Infloreszenzen der Seitenachsen durch Internodienstauchung stark geknäuelt. Von solchen interessanten Formen standen mir Libertia grandiflora Sweet aus Neuseeland und Aristea cyanea Ait. aus Südafrika lebend zur Verfügung.

Fig. 15. Libertia grandiflora: Blütenstand mit fünf Tochterinfloreszenzen erster Ordnung, die oberste davon fast in gleicher Höhe wie die Endinfloreszenz der Hauptachse.

Der ca. 1,20 m hohe Blütenstand von Libertia grandiflora trägt Teilinfloreszenzen von jenem doldig-knäueligen Wuchs (Fig. 15). Die Deckblätter der Seitenachsen, desgleichen die Spathablätter werden frühzeitig braun und häutig. Auf frühesten Entwicklungsstadien, ca. 4 bis 5 Monate vor der Blüte, wo die Seiteninfloreszenzen erst als Höcker ausgebildet sind, erscheint der Blütenstand als eine zweizeilige Ähre, die jedoch eine Endblüte, d. h. eine terminale Blütenspatha besitzt, die außerdem in ihrer Entwicklung den Seiteninfloreszenzen voraneilt, ganz analog der Gipfelspatha von Iris (vgl. Fig. 16, wo eine etwas ältere Infloreszenz dargestellt ist). Am nahezu fertig entwickelten Blütenstand stehen zu unterst in der üblichen distichen Anordnung 6—7 Laubblätter, die in ihrer Achsel regelmäßig Seitensprosse tragen, deren Größe von unten nach oben abnimmt. Auf die bis dahin ziemlich kurzen Internodien folgt jetzt ein auffallend langes. In der Achsel des folgenden Blattes, des

ersten Hochblattes, sitzt ein winziger Seitensproß, ebenso in den nächsten drei oder vier Hochblättern, der nicht zur Weiterentwicklung gelangt und, soweit erkennbar, einen unentwickelten Blütensproß vorstellt. Vom etwa 6. Hochblatt an — von unten nach oben gerechnet — entspringen aus den Hochblättern wohlausgebildete Infloreszenzachsen, die in der Achsel des 6.—8. durchschnittlich am reichsten gegliedert sind; die noch folgenden meist 2—3 Seitenachsen sind einfacher gebaut, entfalten dagegen ihre Blüten um so eher, je näher sie der Endinfloreszenz stehen. Hier vollzieht sich also, wie bei Iris in bescheidenerem Maße noch angedeutet, eine Umkehr derart, daß die Tochterinfloreszenzen sich entgegen ihrer akropetalen Anlegungsfolge (Fig. 16) basipetal entfalten. Es wäre denkbar, daß im Zusammenhang mit der hohen Anzahl und reichen Gliederung der Achselsprosse die Baustoffzufuhr unregelmäßig geworden, daß in der Folge die Gipfelinfloreszenz bevorzugt und von den Seiteninfloreszenzen nur mehr die benachbarten höherstehenden ausgebildet worden wären. So ließe es sich auch erklären, daß sich an der fertigen Infloreszenz meist nur 3—4 Seiteninfloreszenzen entfaltet haben, während doch durchschnittlich 5—7 angelegt werden. Gerade die unteren reich gegliederten verkümmern fast stets, nachdem sie eine bestimmte Entwicklungsstufe erreicht haben. Die Seitenachsen wiederholen genau den Aufbau der Hauptachse. Ein adossiertes zweikieliges Vorblatt fehlt ihnen im Gegensatz zu Iris. Die Ebene der Tochterachsen steht ähnlich wie bei Romulea Bulbocodium schief oder rechtwinkelig zu der durch Deckblatt und Abstammungsachse gelegten Mediane. Ebenso stehen auch die Ebenen der Tochterachsen zweiter Ordnung wieder transversal zu der Tochterachse erster Ordnung im Gegensatz zu Romulea. Damit hängt wahrscheinlich zusammen, daß hier auch bei der Tochterachse zweiter

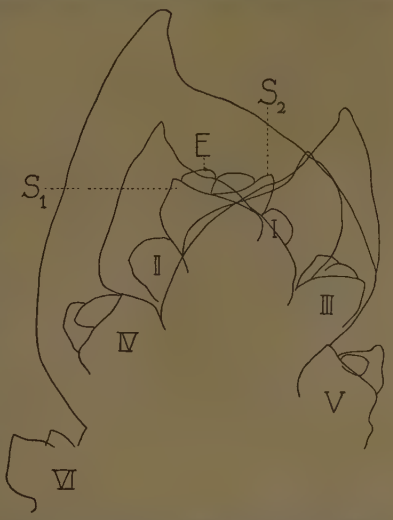



Fig. 16. Libertia grandiflora, junger Blütenstand: Beginnende Differenzierung der Tochterachsen VI, V, IV, III, die Deckblätter von V und VI entfernt. $E$ = Endinfloreszenz der Hauptachse.

Ordnung abweichend von Romulea ein adossiertes zweikieliges Vorblatt fehlt. Näheres hierüber folgt später in der Erörterung über das Vorblatt der Iridaceen.

Wie sehr verschieden dabei die seitlichen Infloreszenzachsen gebaut sind, geht am besten hervor aus Querschnitten (Fig. 17). Zu diesem Zweck wurde der obere Teil eines jungen Blütenstandes (von etwa $2^1/_2$ cm Länge) in 15 $\mu$ dicke Schnitte zerlegt. Von den insgesamt 11 Tochterachsen gehörten die untersten fünf zu den erwähnten unentwickelten Seitensprossen. Nur der oberste davon (Fig. 17, VII) wurde in die Schnittserie miteinbezogen. Die Schnitte durch die Tochterachsen erster Ordnung, die naturgemäß niemals alle Tochterachsen zweiter Ordnung gleichzeitig treffen konnten, wurden in der Abbildung derart kombiniert, daß jeweils der Schnitt wiedergegeben wurde, der alle bisher angelegten Blüten innerhalb der einzelnen Spathen zeigte. Tochterachse VII auf Fig. 17 hat fünf Hochblätter, deren unterstes einen noch wenig differenzierten Seitensproß trägt; die folgenden vier bleiben steril. Das oberste 5. Blatt stellt voraussichtlich das untere Spathablatt der Endspatha dar, das den nicht mehr weiter differenzierten Vegetationskegel umschließt. Auffällig ist an diesen verkümmerten Seiteninfloreszenzen, daß die ursprünglich zweizeilige Blattstellung vom dritten oder vierten Hochblatt an aufgegeben wird. In starkem Gegensatz steht zu VII die folgende Tochterachse VI. Sie fällt in die Zone der oben erwähnten reichsten Infloreszenzgliederung und stellt für den untersuchten Blütenstand die höchst differenzierte Seitenachse dar. Deckblatt $d_1$ trägt die nur wenig gegliederte Tochterachse zweiter Ordnung 1. Ihr unterstes Hochblatt enthält einen Achselsproß 1 c, das zweite und dritte Hochblatt sind steril geblieben, dann folgt die Endspatha 1. Die Tochterachse 2 hat zwei fertile Hochblätter und eine terminale Spatha. Ihre Tochterachse 2 b beginnt sich erst zu differenzieren, wogegen 2 a deutlich eine abermalige Gliederung erkennen läßt in Endspatha und ein vorangehendes fertiles Hochblatt, das seinerseits wieder eine Spatha = Tochterachse vierter Ordnung 2 a $\alpha$ umschließt. Die Tochterachse 3 ist ganz analog 2 gebaut; auffallend ist die vollständige spiegelbildliche Symmetrie dieser beiden Teilinfloreszenzen. Das Deckblatt $d_4$ ist steril, die Tochterachse 4 also ausgefallen. Tochterachse 5 hat kein den vorangehenden homologes Deckblatt mehr, sie besteht aus einer einzigen Spatha, deren unteres Blatt $s_{1/5}$ als Deckblatt funktioniert, deren oberes $s_{2/5}$ die Gestalt eines adossierten zweikieligen Vorblattes hat. Die folgende Infloreszenz 6, ebenfalls eine einfache Spatha, fällt zunächst dadurch auf, daß sie nicht die übliche terminale Stellung einer Endspatha

hat, sondern der vorhergehenden Spatha 5 gegenübersteht, wie ein nächsthöherer Seitensproß. Zunächst scheinen sämtliche Blüten rechts der Tochterinfloreszenz 5 einer einzigen Spatha anzugehören. In Übereinstimmung mit den sonstigen Symmetrieverhältnissen müßte jedoch die Endblüte von 6 — symmetrisch zu 5 — nach rechts fallen, tatsächlich steht aber die älteste und größte Blüte links innen. Auf einem höheren Schnitt zeigt sich, daß Blüte 7 abnorm gebaut ist, indem sie statt drei vier Fruchtknotenfächer und einen ziemlich unregelmäßigen Querschnitt hat. 7 stellt demnach die Endblüte einer nicht zur regulären Ausbildung gelangten 7. Teilinfloreszenz dar, die auf Kosten weiterer unentwickelt gebliebener Blüten und zum Teil auch auf Kosten der vorhergehenden Infloreszenz 6 abnorm vergrößert ist. Außer der Endblüte hat sich noch das untere Spathablatt $s_{1/7}$ entwickelt. Die wahre Endblüte der Teilinfloreszenz 6 ist aber $6_1$ und $s_{1/6}$ ihr unteres Spathablatt, das gleichzeitig als Deckblatt funktioniert, $s_{2/6}$ ihr oberes Spathablatt. Das untere Spathablatt, das bei Iris augenscheinlich ein steriles Hochblatt darstellt, tritt also hier als Deckblatt, das obere als adossiertes Vorblatt auf, d. h. aber, was bei Iris Endblüte war, ist hier Achselblüte des unteren Spathablattes. Die Aufblühfolge verläuft auch an den Tochterachsen in basipetaler Richtung, d. h. die obersten Teilinfloreszenzen 7, 6 und 5 sind am weitesten voran. Bei Tochterachse V nimmt die reiche Gliederung bereits wieder ab. Sie besitzt nur zwei Tochterachsen zweiter Ordnung, die ihrerseits wieder verzweigt sind, und schließt mit einer Spatha (3) abermals in seitlicher Stellung. Von den vier Seitenachsen der Tochterachse IV ist die zweite unterdrückt, wodurch IV ein stark asymmetrisches Gepräge in bezug auf die Mediane des Gesamtblütenstandes erhält. Die Spathen 1 a und 1 stehen seitlich an der Tochterachse 1 analog den Spathen 5 und 6 von VI. Übereinstimmend mit VI ist ferner die oberste Seitenspatha von IV auf eine einzige abnorme Riesenblüte reduziert, die sich mit ihren sechs Fruchtknotenfächern deutlich als Verwachsungsprodukt zweier Blütenanlagen erweist, wahrscheinlich der ersten und zweiten Blüte der nicht mehr entwickelten Spatha 5. Was die beiden an ihr entspringenden Blattzipfel darstellen, ist nicht mehr zu entscheiden. Auch an blühenden Libertiapflanzen fand ich solche anormalen Riesenblüten mit einem vollständigen Blatt oder mit Blattresten, die am Fruchtknoten entsprangen. Tochterachse III und II sind genau wie I gebaut. I besitzt nur mehr eine Tochterachse zweiter Ordnung und diese eine einzige dritter Ordnung; sie schließt gleichfalls mit einer Spatha in seitlicher Stellung. Dicht oberhalb I folgt die Endspatha des gesamten Blütenstandes E.

Das lange Internodium, das man im fertigen Stadium an den unteren Tochterachsen erster Ordnung beobachtet, wird zwischen dem jeweils ersten und zweiten Hochblatt eingeschaltet. Die an der Basis dieser Tochterachsen sitzende Blütengruppe ist der Achselsproß des ersten Hochblattes. Das Internodium zwischen dem zweiten Hochblatt und der Endspatha, wenn beispielsweise nur 2 Hochblätter vorhanden sind, ist stark gestaucht, sodaß jene knäuelige Anordnung der Blütenspathen zustande kommt. Falls nur ein Hochblatt unter der Endspatha vorhanden ist, wie bei der oben beschriebenen Infloreszenz I, so wird diese sitzend, was bei den obersten Seiteninfloreszenzen im fertigen Zustand (vgl. Fig. 15) regelmäßig der Fall ist.

Wie stark der Blütenstandsaufbau in bezug auf Anzahl und Ausbildung der Tochterachsen hier selbst innerhalb der Individuen einer Spezies variiert, zeigte der Vergleich mit weiteren geschnittenen und freipräparierten Infloreszenzen. Eine der oben beschriebenen Tochterachse VI entsprechende Seitenachse VI' war folgendermaßen gebaut. Erstes und zweites Hochblatt enthielten Seiteninfloreszenzen — die untere 1 etwas weiter voran in der Entwicklung als die obere 2 —, in der Achsel des dritten, vierten und fünften Hochblattes zeigten sich lediglich rudimentäre Anlagen in Gestalt kleiner Höcker. Hochblatt $d_6$ enthielt eine in der Entwicklung schon weiter fortgeschrittene Tochterinfloreszenz. Auf diese folgte wieder in seitlicher Stellung die oberste Teilinfloreszenz in Gestalt einer einfachen Spatha. IV' war ganz unregelmäßig ausgebildet und konnte mit der Methode des Präparierens nicht eindeutig geklärt werden, eine auffallende Übereinstimmung mit dem vorigen Objekt. Bei V' war zwischen den beiden obersten Spathen sogar ein deutlich sichtbares freies Achsenende vorhanden (Fig. 18), ein weiterer Beweis für die axilläre Natur der ersten Spathablüte. Auch an Querschnitten beobachtete ich zweimal ein freies Achsenende. Bei anderen ärmeren Blütenständen treten Tochterachsen mit mehr als zwei Tochterachsen zweiter Ordnung überhaupt nicht auf. Stellt man sich nun vor, daß die Verkümmerung der Tochterachsen zweiter Ordnung weiter fortschreitet und daß sie schließlich überhaupt nicht mehr

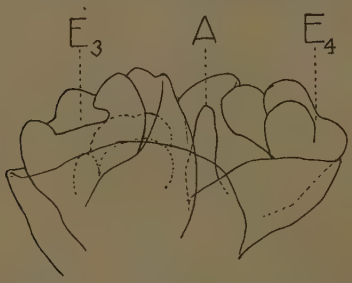



Fig. 18. Libertia grandiflora: Ende einer Tochterachse erster Ordnung von der abaxialen Seite gesehen. Die Tochterinfloreszenzen zweiter Ordnung 1 und 2 sind entfernt, zwischen 3 und 4 das freie Achsenende A.

angelegt werden, so erhält man mit einer einzigen Blütenspatha abschließende Seitenachsen, wie sie bei allen verzweigten Irisarten vorkommen. Wie der Blütenstandsaufbau, z. B. von Iris pseudacorus, sich von dem von Libertia grandiflora ableitet, ist aus dem Vergleich der beiden Aufriß-Schemata (Fig. 19 und 20) zu ersehen. Die gestrichelten Linien

Fig. 19. Schema des Blütenstandes von Fig. 17 im Aufriß. † = unterdrückte Tochterachsen.

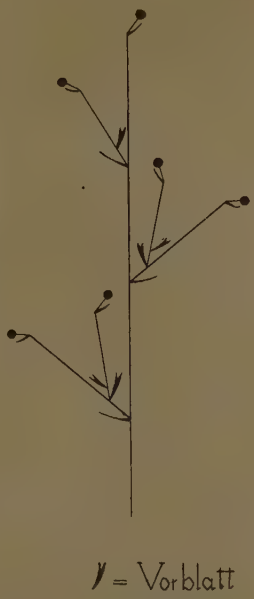



Fig. 20. Schema des Blütenstandes von Iris pseudacorus Fig. 1 im Aufriß.

(Fig. 19) umschließen jene Infloreszenzteile, durch deren Wegfall der Blütenstand Fig. 20 entstanden zu denken ist.

Beim Vergleich zwischen Iris und Libertia muß hervorgehoben werden, daß bei Libertia, wie bereits erwähnt, adossierte Vorblätter im

Sinne des Grundblattes von Iris fehlen. Die Blütenvorblätter innerhalb der Spathen sind dagegen ganz analog Iris ausgebildet. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ergab, daß das unterste Hochblatt an dem zunächst halbmondförmigen Vegetationskegel (Fig. 21a) der Tochterachse erster Ordnung als ovaler Wall auftritt (Fig. 21b). Das zweite Hochblatt umfaßt den Vegetationskegel nur mehr halbkreisförmig (Fig. 21c und d). An dem ersten Hochblattwall entstehen bald durch Einsenkung in der Längsachse die künftigen Blattränder, die durch die sich entwickelnde junge Infloreszenz immer weiter auseinander geschoben werden. Daß der Unterschied zwischen dem untersten Hochblatt der Tochterachsen erster Ordnung von Libertia und dem Vorblatt von Iris nur scheinbar besteht, zeigt folgende Überlegung. Die obersten einfachen Seiteninfloreszenzen von Libertia haben immer noch eine Tochterinfloreszenz zweiter Ordnung und diese eine, wenn auch meist verkümmernde, dritter Ordnung (vgl. Fig. 17, I). Nimmt man nun an, daß das einzige Hochblatt, in dessen Achsel diese Tochterachse zweiter Ordnung steht und das unmittelbar an der Basis der Tochterachse erster Ordnung entspringt, steril wird, daß in der Folge die Tochterinfloreszenz erster Ordnung aus ihrer ursprünglichen Transversal- in die Medianstellung rückt, und ferner, daß sich dementsprechend das jetzt sterile Hochblatt nunmehr symmetrisch zur Mediane statt zur Transversale ausbildet, so erhält man ein Hochblatt, das sich seiner Stellung nach in nichts mehr von dem adossierten Iris-Vorblatt unterscheidet. Für die Entstehung des Iris-Vorblattes aus einem ursprünglich fertilen Hochblatt spricht auch, daß es bei manchen Irisarten noch einen Achselsproß trägt. Die Ursache dafür, daß der Achselsproß in diesem Fall immer vor dem einen Kiel des Vorblattes statt vor dessen Mitte steht, wäre darin zu suchen, daß bei transversaler Stellung die Blattmitte auf dieser Seite gelegen hätte. Mit anderen Worten, das ehemalige Hochblatt hätte seine Vorblattgestalt durch verstärktes Wachstum der adaxialen Blatthälfte erlangt. Weiterhin ist das Vorblatt der

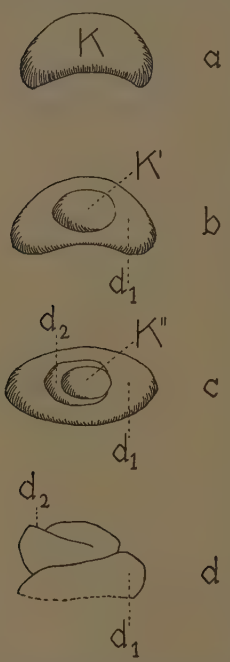



Fig. 21 a—d. Libertia grandiflora, Entwicklung des untersten Hochblattes $d_1$ der Tochterachsen erster Ordnung: $K$ = Vegetationskegel, $d_2$ = zweites Hochblatt.

Tochterachse zweiter Ordnung von Iris pseudacorus z. B. entsprechend als deren steril gewordenes einziges Hochblatt zu betrachten, während es bei Libertia in der Regel fertil wird. So würde also Iris pseudacorus ein Übergangsglied darstellen im Reduktionsverlauf von Libertia zu den einfachen Irisarten mit sterilem Vor- oder Grundblatt. Beweise für die hier entwickelte Vorblatttheorie wird die Gattung Aristea bringen.

Die Beobachtung, daß an den unteren Seiteninfloreszenzen von Libertia, die den ursprünglichen hochdifferenzierten Blütenstandsbau noch am deutlichsten zeigen, am Achsenende häufig zwei oder sogar drei Spathen — wenn man die eine vollständige Spatha vertretenden teratologischen Blüten noch einbezieht — in seitlicher Stellung auftreten, weist darauf hin, daß die Endspatha in terminaler Stellung erst sekundär zustande gekommen ist. Am oberen Ende aller Achsen saß ursprünglich eine größere Zahl von seitlichen Blütenspathen in ähriger Anordnung, von denen in einigen Fällen noch die zwei bis drei untersten vorhanden sind. Im übrigen aber blieb nur mehr eine, die unterste erhalten (Schema, Fig. 22) und wurde dann mit dem vollständigen Schwinden des darüber befindlichen Achsenrestes terminal. Damit erhielt die erste Spathablüte ihre terminale Stellung. Die Endblüte von Libertia, wie auch von den übrigen Iridoideen muß also als ursprüngliches Achselprodukt des unteren Spathablattes betrachtet werden, das obere Spathablatt dagegen als Vorblatt, das gegen die einstige Achse adossiert stand, also Verhältnisse, die völlig mit denen von Gladiolus übereinstimmen.

Fig. 22. Schema für die Ableitung der Libertia-Infloreszenz von einem Blütenstand mit zahlreichen seitlichen, vielblütigen Spathen, dargestellt an der Tochterachse VI der Fig. 19. ||| = unterdrückte Infloreszenzteile.

Der Blütenstandsaufbau von Libertia kehrt in vereinfachter Form wieder bei Aristea cyanea Ait., d. h. es treten fast nur mehr Tochterachsen erster und zweiter Ordnung auf. Sie sind viel regelmäßiger gebaut und die Unterdrückung einzelner Glieder schwankt nicht innerhalb so weiter Grenzen wie bei Libertia, sodaß ein viel konstanterer Typ entsteht. An der Hauptachse der zierlichen Infloreszenz (Fig. 23) findet man bei der fertigen Pflanze 5—7 Seitenachsen, jeweils in der Achsel eines Hochblattes. Die Länge und Verzweigung der Tochterachsen erster Ordnung nimmt von unten nach oben zu ab, die zwei obersten sind bereits sitzend analog Libertia. Haupt- wie Seitenachsen enden in einer Blütengruppe, die oberflächlich einer mehrblütigen Spatha ähnelt, tatsächlich aber aus zwei Spathen besteht. Die scheinbare Terminalinfloreszenz kommt also aus zwei dicht aufeinanderfolgenden Seiteninfloreszenzen zustande. Die Blütenstandsachse besitzt einen flachen, dreikantigen, ähnlich Sisyrinchium kladodienartigen Stengel. Demzufolge konvergieren die Ebenen der zweizeilig angeordneten, der Blütenstandsachse eng anliegenden Tochterachsen schräg nach vorn, wodurch der Blütenstand ein dorsiventrales Aussehen erhält.

Fig. 23. Aristea cyanea, Blütenstand mit 7 Tochterachsen.

Untersucht man ganz junge Blütenstände, wo die Seitenachsen sich erst als Höcker zeigen, so glaubt man einen Vertreter des Gladiolus-Typs vor sich zu haben, denn die Seitenorgane werden in akropetaler Reihenfolge angelegt. Auf Fig. 24 ist an den Anlagen der beiden untersten Tochterachsen I und II schon deutlich deren unterstes Hochblatt differenziert, bei III und IV ist es erst angedeutet, V und VI lassen lediglich den noch ungegliederten Vegetationskegel der Seitenachse mit seinem wallartigen Deckblatt erkennen, darüber folgt der noch undifferenzierte Rest des Vegetationskegels der Hauptachse. Diesen Bau der einfachen Ähre ohne Endblüte wiederholen mit fortschreitender

Entwicklung auch die Tochterachsen. Sehr bald wird aber der terminale Vegetationskegel vollständig zur Bildung zweier Infloreszenzen verbraucht, die lediglich einfache zweiblütige Spathen darstellen (Grundriß Fig. 26, X und XI). So hat sich der Übergang in einen begrenzten Blütenstand vollzogen — wie er in bezug auf die Endinfloreszenz der Hauptachse bei Libertia schon von Anfang an vorhanden ist — und damit gleichzeitig ein Umschwung von der akropetalen zur basipetalen Entwicklung. Merkwürdigerweise ist nun aber nicht die oberste, letzte Seiteninfloreszenz XI die am stärksten geförderte, sondern die vorletzte X. Den Tochterachsen erster Ordnung fehlt ein adossiertes Vorblatt analog Libertia. Sie tragen gleichfalls eine Anzahl Hochblätter (Fig. 25) in disticher Anordnung. Das unterste $d_1$ fällt dem Deckblatt gegenüber, steht also nicht transversal, wie bei Libertia. Die Tochterachsen zweiter Ordnung konvergieren ebenfalls nach vorn. Sie tragen (Fig. 26) drei Hochblätter $s_1$, von denen wieder das unterste $s_{1/a}$ dem Deckblatt zweiter Ordnung d gegenüberfällt. Sein Achselsproß ist eine Blüte a mit adossiertem Vorblatt. In den meisten Fällen wird der Achselsproß von $s_{1/a}$ jedoch gar nicht mehr ausgebildet,

Fig. 24. Aristea cyanea, erste Anlage des Blütenstandes: *I—IV* = Tochterachsen, Deckblatt von *I*, *II* und *III* entfernt, *d* = unterstes Hochblatt der Tochterachsen erster Ordnung, *K* = Vegetationskegel der Hauptachse.

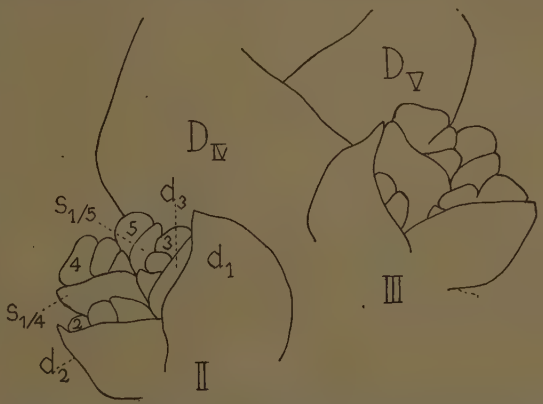



Fig. 25. Aristea cyanea: Teil eines jungen Blütenstandes mit den Tochterachsen *II* und *III*, deren Deckblätter entfernt sind. $d_1$—$d_3$ = Deckblätter der Tochterachsen zweiter Ordnung 1 (verdeckt) bis 3, $s_{1/4}$, $s_{1/5}$ = untere Spathablätter und zugleich Deckblätter von 4 und 5.

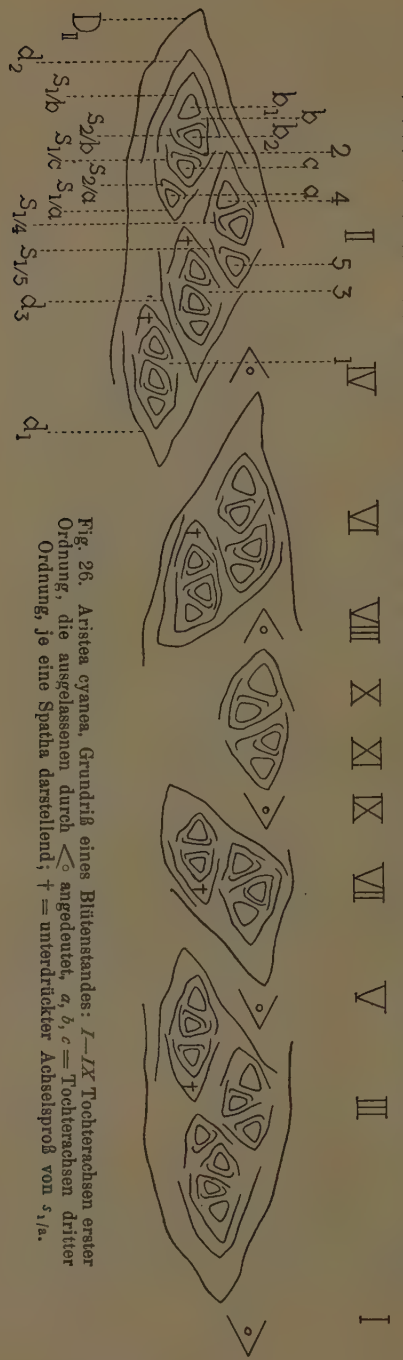



Fig. 26. Aristea cyanea, Grundriß eines Blütenstandes: *I—IX* Tochterachsen erster Ordnung, die ausgelassenen durch $\triangle$ angedeutet, *a, b, c* = Tochterachsen dritter Ordnung, je eine Spatha darstellend; † = unterdrückter Achselsproß von $s_{1/a}$.

und dieses Hochblatt bleibt steril. In der Achsel des zweiten Hochblattes $s_{1/b}$ steht eine Blüte $b_1$ mit Vorblatt $s_{2/b}$, es ist fast stets fertil und wird zum Deckblatt einer ebenfalls mit Vorblatt einsetzenden Blüte $b_2$, das oberste Hochblatt $s_{1/c}$ enthält konstant nur eine Blüte c mit Vorblatt. Diese Vorblätter zeigen alle Übergänge vom einfachen in eine Spitze auslaufenden Blatt bis zum deutlich tief zweizipfeligen. Infloreszenz b stellt nichts anderes vor als eine zweiblütige, a und c dagegen eine einblütige Spatha, wie sie alle Ixioideen besitzen. Nach einer Anzahl (vorwiegend 1—5) derart gebauter Tochterachsen zweiter Ordnung endet die Tochterachse erster Ordnung wie die Hauptachse mit zwei dicht übereinanderstehenden Spathen, von denen die untere konstant zweiblütig, die obere meist einblütig ist (Fig. 25, II 4, 5 und III 3, 4). Niemals beobachtete ich zwischen den beiden Spathen ein freies Achsenende. Auch hier hat ähnlich wie bei Libertia Reduktion einer ursprünglich größeren Anzahl seitlicher Spathen am Ende der Haupt- und Tochterachsen stattgefunden. Von diesen sind bei Aristea konstant zwei erhalten geblieben. Daraus, daß die Reduktion basipetal verläuft, wird auch klar, daß gerade die untere der beiden Spathen die stärker entwickelte ist.

Den Bau einer Gesamtinfloreszenz veranschaulicht im Grundriß Fig. 26. Die hier nicht dargestellte

Tochterachse I hat sieben Tochterachsen zweiter Ordnung, II fünf, III, IV, V vier, VI, VII, VIII, IX drei. Querschnitt II und III entspricht den in Fig. 25 in der Aufsicht dargestellten Tochterachsen II und III. Auf Fig. 26 II/2 und III/2 enthält $s_{1/a}$ noch einen Achselsproß, bei sämtlichen übrigen Tochterachsen ist er unterdrückt.

Der endgültige Habitus der Pflanze wird analog Libertia wieder durch ungleiche Streckung der Internodien erreicht. Auch bei Aristea bleiben gerade die reichst entwickelten Tochterachsen (I—IV) auf einem späteren Entwicklungsstadium stehen und gelangen nicht mehr zur Entfaltung. Von allen übrigen Vertretern des Iris-Typs unterscheidet sich Aristea dadurch, daß niemals Endblüten vorhanden sind und von den meisten darin, daß viele der seitlichen Spathen konstant einblütig auftreten, das obere Spathablatt also steril wird. Diese Merkmale sind aber charakteristisch für alle Vertreter des Gladiolus-Typs, sodaß in Aristea deutliche Hinweise auf den Zusammenhang zwischen Iridoideen und Ixioideen vorliegen.

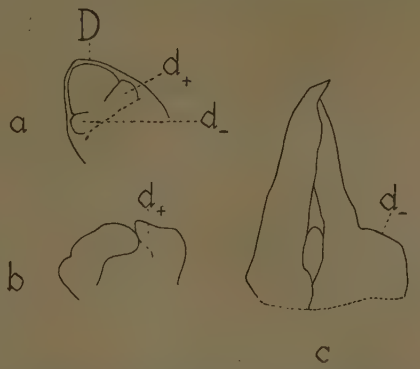



Fig. 27 a—c. Aristea cyanea: Entwicklung des untersten Hochblattes d der Tochterachsen erster Ordnung von der adaxialen Seite, $D$ = Deckblatt der Tochterachse erster Ordnung, $d_+$ und $d_-$ = geförderte und gehemmte Hälfte von $d$.

Aristea bietet ferner für die Herkunft des zweikieligen Vorblattes der Iridaceen Anhaltspunkte. Hat man bei einer noch jungen Seiteninfloreszenz erster Ordnung das Deckblatt entfernt, so tritt einem ein Blatt entgegen (Fig. 27), das man, da es die ganze Infloreszenz einhüllt und gegen die Hauptachse adossiert steht, zunächst als Vorblatt anzusprechen geneigt ist. An seiner Basis ist es deutlich zweikielig und zwischen den Kielen schwach gewölbt entsprechend der konvexen Oberfläche der Hauptachse. Von den beiden Kielen läuft dagegen nur der eine in eine Blattspitze aus, der andere endet stumpf. Im Innern des zugespitzten Blatteiles liegt die junge Seiteninfloreszenz. Diese vorblattartige Bildung ist nichts anderes als das unterste und größte fertile Hochblatt der Tochterachse erster Ordnung ($d_1$ auf Fig. 25). Es tritt an dem im übrigen noch ungegliederten Vegetationskegel der Tochterachse in Gestalt zweier ungleicher Höcker $d_+$ und $d_-$ in Erscheinung

(Fig. 27a), die aber, wie die Aufsicht zeigt, bereits durch eine kurze Leiste miteinander verbunden sind. Der größere Höcker fällt auf die spätere Vorderseite des Blütenstandes, wo mehr Raum vorhanden ist, der kleinere auf die Rückseite. Sie bilden bald ein einheitliches Blatt (Fig. 27b, c), dessen eine Hälfte schon frühzeitig im Wachstum vorauseilt und die Blattspitze liefert, während die andere bald stehen bleibt. Das unterste Hochblatt der Tochterachsen von Aristea cyanea hat also in seiner ersten Anlage große Ähnlichkeit mit dem adossierten zweikieligen Vorblatt der übrigen Iridaceen, doch unterscheidet es sich davon durch die von Anfang an deutlich ausgeprägte Asymmetrie der beiden Blatthälften. Während bei den Vertretern ohne ausgesprochenes Vorblatt, wie Libertia, Aristea, Romulea, die Ebene der Tochterachsen transversal oder schräg steht zur Mediane des Gesamtblütenstandes, fällt sie bei den Iridaceen mit typischem Vorblatt mit dieser zusammen. Einzig bei Babiana plicata Ker. Gawl, zu den Ixioideen gehörig, mit ausgeprägt zweikieligem, tief zweispaltigem Vorblatt stehen die Tochterachsen transversal zur Mediane. Die beiden Vorblatthälften sind schwach unsymmetrisch entwickelt, was besonders auf jungen Stadien deutlich hervortritt. Das erste fertile Hochblatt der Tochterachse fällt der größeren Vorblatthälfte schräg gegenüber, also Verhältnisse, die deutlich auf Aristea hinweisen, sodaß die Auffassung, der zweite Vorblattkiel sei nur eine Sekundärbildung, abermals eine Bestätigung erfährt.

Daß räumliche Verhältnisse bei der Entstehung der Vorblattprimordien eine Rolle spielen, lehrt Aristea, wo ein deutlicher Zusammenhang zwischen der Form der Hauptachse und der Ausbildung der Anlagen des ihr zugekehrten untersten Hochblattes der Tochterachse besteht. Es wäre wünschenswert, daraufhin speziell die Entwicklungsgeschichte des Vorblattes an möglichst zahlreichen Individuen zu untersuchen, insbesondere auch an ähnlichen Übergangsformen wie Aristea, die sich unter den weitaus den größten Teil der Familie bildenden ausländischen Vertretern zweifellos noch finden werden. Jedenfalls steht die Entstehung aus zwei Primordien nicht in Widerspruch zu der Einwertigkeit des Vorblattes, sondern ist nach dem oben Dargestellten als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen. Ferner trägt das Vorblatt gerade bei den Formen, wo es auch an der fertigen Pflanze ausgesprochen zweispaltig ist (Ixioideen), nie einen Achselsproß, ist unscheinbar und vielfach häutig und fällt damit unter die Gruppe jener Vorblätter, die nach Goebel (1923) nur die Funktion haben, freie Zwischenräume zwischen Achselsproß und Abstammungsachse auszufüllen. Dadurch findet auch die zweikielige und die tief zweispaltige Ausbildung gerade

bei den stärker reduzierten Blütenstandsformen ihre Erklärung im Gegensatz zu den ursprünglicheren, wo das Vorblatt stets auch Deckblattfunktion hat. Wäre das Vorblatt der Iridaceen wirklich aus zwei selbständigen Blättern hervorgegangen, so müßten in den Fällen, wo es fruchtbar ist, also bei den Iridoideen, auch vor beiden Kielen gleichzeitig Achselsprosse auftreten können, was aber niemals beobachtet worden ist.

Gelegentlich der Untersuchung der jungen Blütenstände beobachtete ich, daß bei der Entwicklung der Blüten in weitaus den meisten Fällen die äußeren Perigonabschnitte — d. i. die für äußeres Perigon und die opponierten Antheren zunächst gemeinsamen Anlagen — gleichzeitig auftreten. Daneben eilten aber auch bald die beiden adaxialen Anlagen, bald die unpaare abaxiale voraus, selbst innerhalb einer Gattung, so z. B. das erstere bei Gladiolus-Hybriden, das letztere meist bei Gladiolus paluster, ferner das letztere bei Iris, wie auch Heinricher beobachtet hat. Jedenfalls kann von der Entstehungsfolge der Perigonteile aus nicht auf die Natur des Vorblattes geschlossen werden.

In diesem Zusammenhang sei auf einige interessante Beobachtungen an Iris pallida Lam. verwiesen, die Heinricher (1928) in jüngster Zeit veröffentlichte. Auf Grund der Tatsache, daß das Vorblatt in manchen Fällen tief zweigespalten, ja selbst durch zwei voneinander getrennte Blätter ersetzt war, tritt Heinricher für die Zweiwertigkeit des Iris- und weiterhin überhaupt des Monokotylenvorblattes ein. Ob wir es hier tatsächlich auch bei den Vorblättern mit Rückschlagserscheinungen zu tun haben, ob nicht vielmehr diese Bildungen im Zusammenhang mit dem vom normalen stark abweichenden Bau der Blüten entstanden sind — außer atavistischen Blüten traten an den betreffenden Pflanzen auch andere teratologische Abweichungen vom normalen Diagramm auf —, muß dahingestellt bleiben.

Eichler führt als weiteren Beweis für die Einheitlichkeit des Vorblattes das Verhalten dimerer Blüten an, die er bei Gladiolus beobachtet hat. Der unpaare Perigonteil ist hier unterdrückt, die beiden anderen stehen transversal zur Mediane. Gleichwohl betont Eichler an anderer Stelle, daß bei Vorhandensein von zwei Vorblättern die beiden Perigonblätter ebensogut mit ihnen alternieren als über sie fallen können. Leider habe ich selbst niemals solche dimeren Blüten beobachtet. Über das Auftreten dimerer Blüten bei Iris pallida Lam. sei auf die genannte Arbeit von Heinricher verwiesen. Eichler erwähnt ferner eine unter den Iridaceen einzig dastehende Blüte, die mir leider nicht zur Verfügung stand, die von Diplarrhena. Diplarrhena

gehört zu den Iridoideen und trägt nach der Beschreibung von Pax mehrere Blüten in einer terminalen Spatha. Abweichend von dem radiären Bau der übrigen Vertreter des Iris-Typs ist hier das unpaare mediane Blatt des äußeren Perigons gewölbt und das vor ihm stehende Staubblatt zu einem Staminodium verkümmert. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung dieser Gattung müßte entscheiden, ob man es hier mit Blüten zu tun hat, die auf einer Vorstufe der Dimerie stehen, oder aber mit einer Art medianer Dorsiventralität, wie Eichler und Pax annehmen. Danach müßte Diplarrhena als Übergangsform zu den größtenteils dorsiventralen Ixioideen angesehen werden, womit aber die Vielblütigkeit der Spatha in Widerspruch steht. Auch ist die Symmetrieebene der dorsiventralen Ixioideenblüten eine andere als die von Diplarrhena.

Gegenüber den vielfach reich gegliederten komplizierten Blütenständen der Iridoideen sind die Infloreszenzen sämtlicher Ixioideen verhältnismäßig einfach gebaut. Die Entwicklungsgeschichte aller untersuchten Gattungen stimmte völlig mit der von Gladiolus überein, die von Payer (1857) an Gladiolus communis ausführlich dargestellt worden ist. Wenn gleichwohl hierauf und auf den Bau der fertigen Infloreszenzen nochmals eingegangen wird, so geschieht es, um die Beziehungen und den Zusammenhang zwischen Iris-Typ und Gladiolus-Typ klarer hervortreten zu lassen.

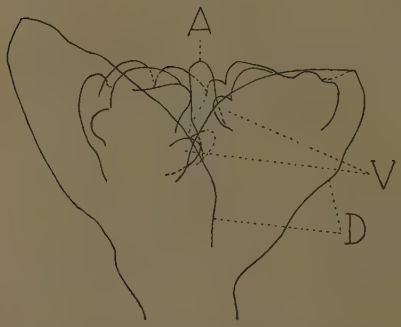


Fig. 28. Gladiolus paluster: Zwischen den beiden obersten Blüten der Infloreszenz ein freies Achsenende *A*.

Der junge Blütenstand von Gladiolus zeigt deutlich die medianzweizeilige Anordnung der Tragblätter und Blüten und deren akropetale Entwicklungsfolge. Bei Gladiolus, auch bei Antholyza und den übrigen untersuchten Vertretern bleiben die obersten durchschnittlich 4—10 Blütenanlagen auf immer jüngeren Stadien stehen und beginnen, während die übrige Infloreszenz blüht, allmählich zu vertrocknen. Dabei ist der Rest des Vegetationskegels entweder zu solch einer unvollendeten Blüte verbraucht worden oder man findet nicht selten ein freies Achsenende, wie ich es bei Gladiolus paluster Gaud. öfter beobachtete (Fig. 28). Hier ver-

halten sich also die beiden obersten Seitenspathen wie bei Libertia, wo sich am Ende mancher Tochterachsen zwei Spathen gegenüberstehen, zwischen denen des öfteren ein freies Achsenende auftritt. Auch diese Homologie bestärkt also die Auffassung, daß wir es bei den in Zweizahl oder Einzahl am Ende der Tochter- und auch der Hauptachsen der Iridoideen stehenden Spathen mit Reduktionen einer einst vielspathigen Ähre zu tun haben.

Auch bei den Ixioideen sind das Primäre die verzweigten Infloreszenzen, d. h. also die zusammengesetzten Ähren. Ihre Mannigfaltigkeit bewegt sich aber gegenüber den Iridoideen in sehr engen Grenzen. Von den mir lebend zur Verfügung stehenden Vertretern war am reichsten gegliedert Melasphaerula ramosa Klatt (Fig. 29). Von ihren 6—10 Tochterachsen, die mit einem fast vollständig zweispaltigen Vorblatt beginnen und in der Achsel eines fädigen unscheinbaren Deckblattes stehen, stellen die oberen einfache Ähren dar, die unteren besitzen meist noch 2 Tochterähren. An den Teilähren sitzen vier einblütige Spathen. Mit dieser Abnahme der Gliederung von der Basis zur Spitze, wie sie sich auch bei Libertia und Aristea zeigte, geht nun aber im Gegensatz zu diesen eine akropetale Aufblühfolge Hand in Hand, derart, daß die unterste Blüte der Teilähren der untersten Tochterachsen vor der der oberen und namentlich auch vor der der

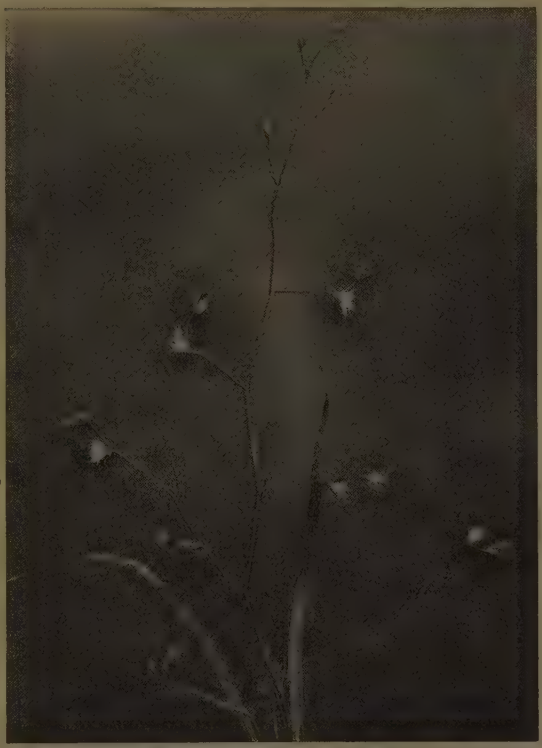


Fig. 29. Melasphaerula ramosa: Blütenstand mit beginnender Entfaltung der Spathablüten der Tochterachsen.

terminalen Ähre der Hauptachse aufblüht, desgleichen bei der 2., 3. und 4. Blüte. Zuletzt kommt die unterste Blüte der Endähre der Hauptachse. Infolge der langen Internodien und der dadurch bedingten Lockerblütigkeit der Ähren, sowie deren geringer Blütenzahl erinnert Melasphaerula rein äußerlich, zumal bei Beginn der Anthese, wo erst die unterste Blüte der Teilähren geöffnet ist (vgl. Fig. 29), eher an einen Vertreter der Iridoideen. Die Blüten dagegen sind deutlich dorsiventral. Stellt man sich vor, daß von den vier Spathen der Teilähren alle bis auf die unterste zugrunde gingen, so kommt man auch hier zu einspathigen Achsen wie bei Iris. Daß eine solche den Iridoideen vollkommen analoge Reduktion auch bei den Ixioideen stattfindet, zeigt z. B. Sparaxis grandiflora Ker. Die Hauptachse besitzt meist noch 2—3 durch lange Internodien getrennte Spathen, die zwei Seitenachsen fast stets nur eine terminale Spatha. Die Blüte der ziemlich aufrechten Pflanze ist ganz schwach dorsiventral. Andere Gattungen besitzen regelmäßig 2—3 Seitenachsen. So z. B. Babiana, Freesia, Anomatheca. Schon bei Babiana, wo die Endähre kräftiger entwickelt ist und auch einige Blüten mehr besitzt als die Seitenähren, macht sich eine Bevorzugung der Terminalinfloreszenz gegenüber den Seiteninfloreszenzen geltend; doch blühen beide noch ungefähr zu gleicher Zeit. Bei Anomatheca ist die Blütenzahl der Seitenähren auf zwei gegenüber neun der Endähre reduziert. Die hier zuweilen noch ausgebildeten Tochterähren zweiter Ordnung sind ebenfalls zweiblütig. Bei Anomatheca wie bei Freesia entfalten sich die Blüten der Seitenähren erst, nachdem die Endähre schon vollständig verblüht ist. Die meisten Spezies von Gladiolus haben schließlich überhaupt nur mehr eine, dafür aber sehr reichblütige terminale Ähre. Doch kann man häufig in den obersten Hochblättern z. B. von Gladiolus paluster oder manchen Gandavensis-Hybriden die Anlagen für 1—2 Seitenähren finden, die aber höchstens 3—4 Blüten besitzen und sich erst entfalten, nachdem die Hauptähre vollständig abgeblüht ist. Antholyza bleibt schließlich konstant auf die einzige reichblütige terminale Ähre beschränkt, obwohl auch hier in den Achseln der meist vier Hochblätter die Anlagen für die Seitenachsen noch angedeutet sind. Es bleibt der Vermutung überlassen, ob die reichblütige terminale Ähre von Gladiolus ihre hohe Blütenzahl infolge von Zugrundegehen einst in größerer Anzahl vorhandener Seitenachsen erhalten hat, oder ob sekundär durch den Übergang von der akropetalen in die basipetale Tendenz des Gesamtblütenstandes die reiche Entwicklung der Endähre die Unterdrückung der Seitenähren zur Folge hatte.

Lückenlos kann der Zusammenhang der geschilderten Blütenstandstypen der Iridaceen freilich erst festgestellt werden, wenn sämtliche besonders charakteristische Vertreter der großen Masse der tropischen und subtropischen Formen entwicklungsgeschichtlich miteinander verglichen worden sind. Die fertige Pflanze liefert nur selten ein vollständiges und richtiges Bild. Der Versuch, solche nicht verfügbaren Vertreter an Hand von Herbarmaterial zu analysieren, mißlang. In Engler-Prantls „Natürlichen Pflanzenfamilien" sind manche Iridoideen erwähnt, deren Blütenstand, nach der Beschreibung zu schließen, eine Untersuchung erforderte, wie z. B. die Gattung Alophia, Rigidella, Keitia, für die axilläre langgestielte Spathen angegeben werden, ferner Eleutherine, wo der Blütenstand der Achsel des Stengelblattes entspringt, also Fälle, in denen scheinbar keine terminale Blütenstandsachse vorhanden wäre. Für andere Vertreter werden „mehrere getrennt stehende Spathen" angegeben, wobei aber zweifelhaft bleibt, ob es sich um sitzende seitliche Spathen handelt oder um Endspathen durch Internodienstauchung zusammengerückter Seitenachsen.

---

## 2. Abschnitt.

## Die dorsiventralen Blütenstände der Ixioideen.

Die Blütenstände der Ixioideen zeichnen sich bei den meisten Vertretern durch ausgesprochene Einseitswendigkeit und dorsiventrale Blüten aus. Mit den Symmetrieverhältnissen der Blüten der Spezies und Hybriden von Gladiolus befaßten sich bereits Wydler (1845), Eichler (1875), Bateson (1890), Urban (1885), ohne jedoch mit Ausnahme von Bateson auf die Ursache dieser Dorsiventralität näher einzugehen. Dagegen spricht in neuester Zeit Troll (1928) die Vermutung aus, daß die Dorsiventralität von Gladiolus paluster mit geotropischer Induktion in Zusammenhang stehe. Es galt also festzustellen, wodurch die Dorsiventralität der Blüten und Blütenstände zunächst von Gladiolus und weiterhin von den anderen Vertretern der Ixioideen veranlaßt wird, zumal die Crocoideen und Iridoideen ausgeprägt radiären Charakter haben.

Die dorsiventrale Symmetrie der Blüte von Gladiolus besteht bekanntlich darin, daß von den sechs Perigonabschnitten drei benachbarte zu einer Art Unterlippe zusammentreten, die im folgenden kurz Labellum genannt wird. Sie zeichnen sich durch charakteristische Form, Größe und Färbung aus und sind vielfach einander sekundär genähert. Von den drei übrigen ausgesprochen gewölbten Perigonblättern bildet das

mittlere eine Oberlippe. Auch die Stellung der Antheren und des Griffels ist verändert. Die Filamente der ursprünglich nach drei Seiten divergierenden extrorsen Antheren sind gemeinsam gegen die Oberlippe hin zurückgebogen, wobei der ursprünglich in der Mitte befindliche Griffel hinter die Staubblätter zu stehen kommt, die Antheren selbst liegen parallel zueinander. Auf welche Weise die Staubblätter in diese Lage gelangen, ist in den Untersuchungen von Troll genau dargestellt. Es treten nun unter den Gladiolus-Hybriden wie bekannt zweierlei Typen des Labellums auf, die hier im Anschluß an frühere Autoren Typ I und II genannt werden (Fig. 30 und 31a). Das Labellum wird entweder gebildet von zwei Blättern des inneren Perigonkreises, d. h. dem medianen hinteren (6) und einem der beiden vorderen (2) und einem Blatt des äußeren Perigonkreises (1) Typ I, oder aus einem der vorderen Blätter des inneren Kreises (2) und den ihm benachbarten

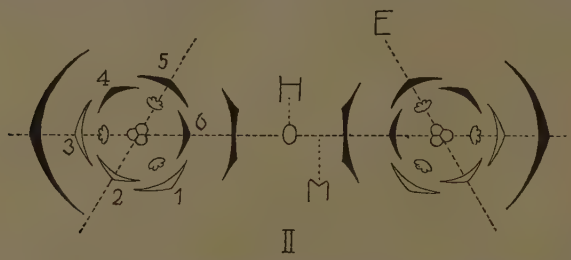



Fig. 30. Diagramm Gladiolus Typ II: $M$ = Mediane des Blütenstandes, $E$ = Symmetrieebene der Blüte, $H$ = Abstammungsachse.

beiden Blättern (1 und 3) des äußeren Kreises. Bei den Hybriden ist vielfach Zeichnung und charakteristische Färbung auf die am Labellum beteiligten Abschnitte des inneren Perigons beschränkt. Der Kürze halber wird im folgenden das Labellum von Typ I zweifach genannt, von Typ II einfach ohne Rücksicht auf den oder die dazu gehörigen Teile des äußeren Perigonkreises. Bei den wilden Arten, wie Gladiolus paluster Gaud. oder segetum Ker., kommt stets nur Typ I vor, Typ II tritt lediglich bei den aus Kreuzung hervorgegangenen Gartenformen auf. Die Blüten der letzteren sind dann entweder alle nach dem einen oder anderen Typ gebaut oder es finden sich beide regellos an einunderselben Pflanze verteilt. Die an der Infloreszenzachse in zwei Zeilen angeordneten Blüten stehen zur Zeit der Anthese so, daß die Blüten beider Zeilen auf einer Seite einander stark genähert sind, und daß die Perigonöffnung nicht mehr aufwärts, sondern schräg nach vorn zeigt, das Labellum liegt annähernd horizontal.

Die letzte Phase der Blütenentwicklung vom Auftreten der Unterlippe bis zur Erlangung der endgültigen Blütenstellung wird schon von Wydler, später von Bateson, besonders aber von Urban bis in alle Einzelheiten dargestellt. Der Vorgang sei auch hier nochmals kurz beschrieben. Zu dem Zeitpunkt, wo die junge Blütenähre die Hochblattscheide gerade verlassen hat, beobachtet man an ihrer Basis eine schwache knickartige Krümmung, die auf ein ganz kurzes Achsenstück in der

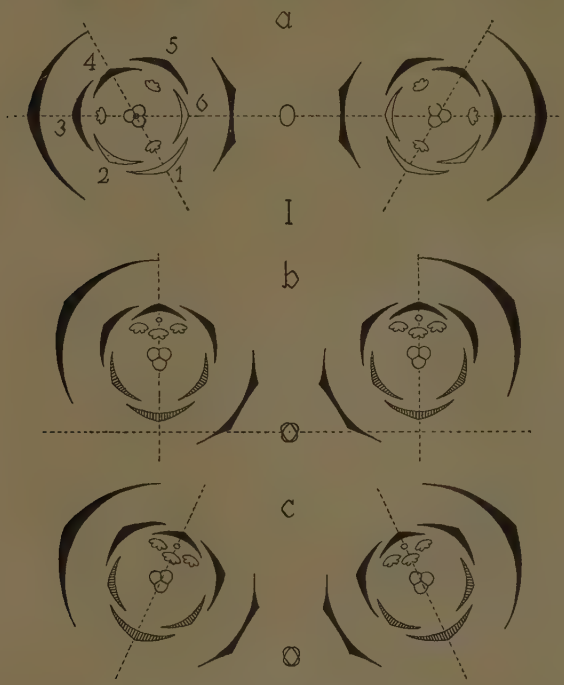



Fig. 31 a—c. Diagramm Gladiolus Typ I: a vor, b während, c nach der Orientierungsbewegung.

Gegend der untersten Blüte beschränkt ist und zur Folge hat, daß die ganze Infloreszenz sich nach einer Seite überneigt. Die Perigonblätter der Blüte von Gladiolus sind ein Stück weit zu einer nach der Öffnung der Blüte hin kelchartig erweiterten Kronröhre verwachsen. Jede Blüte sitzt in der Achsel eines Deckblattes, dem ein adaxiales zweikieliges Vorblatt folgt; sie bilden zusammen die Spatha. In dem Stadium, wo die junge Ähre die Hochblattscheide verläßt, sind die Blüten noch grün

und völlig radiär, die Antheren haben die typische extrorse Stellung der übrigen Iridaceen. Von den streng zweizeilig angeordneten Blüten sind nur die dachziegelartig aufeinanderfolgenden Deckblätter zu sehen. Durch Streckung und gleichzeitige Aufrichtung der Internodien der Blütenstandsachse lösen sich von unten nach oben die einzelnen Blüten aus dem festen Ährenverband, wobei der aufwärts folgende, noch geschlossene Teil der Ähre stark nach einer Seite überhängt. Kurz vor dieser Loslösung beginnt die Färbung der Blüte und damit die Differenzierung des Labellums. Die Blütenstandsachse ist am Schluß wieder gestreckt, doch behält sie als Ganzes eine leichte Neigung in der Richtung bei, nach der sie vorher übergekrümmt war. Die mit der Ausbildung des Labellums festgelegte Symmetrieebene der Blüten bildet mit der ursprünglichen Mediane einen Winkel von 60° bei Typ I, von 120° bei Typ II. Mit dem Auftreten des Labellums setzt auch bereits im mittleren Teil der Kronröhre (ungefähr an der Stelle, wo der enge untere in den kelchförmig erweiterten oberen Teil übergeht) an der dem Labellum gegenüberliegenden Seite durch verstärktes Wachstum eine Krümmung ein, die schließlich zur Horizontalstellung des Labellums führt. Zu dieser kommt noch hinzu eine Drehung der Kronröhre. Gleichzeitig rücken passiv durch gegensinnige Drehung der Internodien der Blütenstandsachse nach hinten die Blüteninsertionen samt den Deck- und Vorblättern auf die Rück- oder Oberseite der Hauptachse. Im Endergebnis stehen dann die Symmetrieebenen der Blüten beider Zeilen einander parallel oder divergieren unter Winkeln von durchschnittlich 30—50° (Fig. 31 b, c). Antheren und Griffel haben die eingangs erwähnte Stellung vor der Oberlippe eingenommen. Der Fruchtknoten macht diese dorsiventrale Orientierungsbewegung nicht mit, ebensowenig Deck- und Vorblatt. Sie werden im Gegensatz zu Eichlers und Batesons Diagramm, wo sie nach vorn gedreht erscheinen, nur passiv durch die erwähnte Internodiendrehung nach rückwärts verschoben. Es ist erstaunlich, daß Eichler gerade den abgeleiteten Typ II in seiner Fig. 90 abbildet, der andere war ihm offenbar nicht bekannt, da er eigens betont, daß er an den von ihm untersuchten Exemplaren nicht die von Wydler angegebenen Divergenzen fand. Wydlers Zeichnungen und Angaben beziehen sich aber auf Typ I.

Neben den auf diese Weise zustandegekommenen einseitswendigen Ähren, wo die Symmetralen beider Blütenzeilen einander parallel laufen oder unter einem spitzen Winkel divergieren, fand ich nicht selten Gandavensis-Hybriden vom Typ I, deren Blüten ihre ursprüngliche mediane Zweizeiligkeit beibehalten hatten. Das Labellum wird hier von

den beiden vorderen Blättern des inneren Perigons (2 und 4) und dem vor ihnen liegenden medianen des äußeren Perigons (3) gebildet. Die mit der Ausbildung des Labellums gegebene Symmetrieebene stimmt mit der ursprünglichen Mediane überein, also erfolgt auch die Krümmung der Kronröhre zur Horizontalstellung des Labellums in dieser Richtung. Die Drehungen der Internodien und der Kronröhre, die sonst die ausgeprägte Einseitswendigkeit herbeiführen, fehlen. Die Filamente und der Griffel liegen dem unpaaren Blatt des inneren Perigons an, das hier als Oberlippe funktioniert. Auffallenderweise legt Bateson seinem Diagramm vom Typ I eine solche median-dorsiventrale Blüte zugrunde. Er betont eigens, daß bei Typ I im Gegensatz zu II das „irreguläre" Perianth symmetrisch zur Blütenachse sei. Wahrscheinlich hat aber Bateson genügend junge Blüten, wo das Labellum schon differenziert, die Blüte aber noch nicht horizontal gedreht und gekrümmt war, nicht untersucht. Daß es sich gleichwohl auch bei ihm um den normalen Fall von Typ I handelt, geht daraus hervor, daß er deutlich von dem Einseitswendigwerden der Ähren spricht und niemals solche mit medianer Zweizeiligkeit erwähnt. Ich fand diese median-dorsiventralen Blüten ausschließlich bei kräftigen Exemplaren von Gandavensis-Hybriden, niemals bei Primulinus-Hybriden oder einer der natürlichen Arten. Die Blütenstandsachse stand hier völlig aufrecht, war also nicht geneigt wie normal. In solchen Blütenständen treten ab und zu zerstreut völlig radiäre Blüten auf (Fig. 32); aber auch an Gandavensis-Exemplaren mit sonst durchgehends einseitswendigen Ähren sind ab und zu die ein oder zwei untersten Blüten radiär, was auch Bateson beobachtete. Die Kronröhre ist bei solchen Blüten vollständig gerade

Fig. 32. Gladiolus gandavensis hybr.: 1. und 2. Blüte der rechten Zeile vollständig radiär, 2. und 3. Blüte der linken Zeile deutlich dorsiventral.

gestreckt, die Perigonöffnung zeigt wie ursprünglich nach oben, die Antheren haben extrorse Stellung, es besteht also ein deutlicher Zusammenhang zwischen dorsiventraler Ausbildung und gekrümmter Kronröhre einerseits und radiärem Perigon und aufrechter Kronröhre andererseits. Vergegenwärtigt man sich den Entfaltungsvorgang der jungen Infloreszenz, so ergibt sich, daß diese untersten radiären Blüten an dem Achsenteil stehen, der am schwächsten und nur ganz kurze Zeit gekrümmt ist, im Gegensatz zu dem oberen, der stärker und länger übergeneigt bleibt. Ob hier tatsächlich ein Zusammenhang besteht, werden die experimentellen Untersuchungen zeigen.

Nicht selten fand ich bei Pflanzen beider Typen und solchen, wo Typ I und II gleichzeitig an demselben Individuum auftreten, Blüten, deren durch das Labellum bestimmte Symmetrieebene von der durch die tatsächliche Stellung der Blüten gegebenen abwich. So ging z. B. die Symmetrieebene bei einer Blüte vom Typ I statt durch die Mitte zwischen den beiden inneren Labellumabschnitten durch einen der beiden, wie es das normale Verhalten ist bei Typ II. Oder, die beiden Abschnitte des Labellums waren unter sich ungleich ausgebildet, indem nur der eine die typische Form und Zeichnung besaß, der andere eine Mittelstellung zwischen Labellum und normalem Perigonblatt einnahm. Solche intermediäre Formen, die Bateson näher beschreibt, kommen dadurch zustande, daß einmal die betreffende Blüte die normale Orientierungsbewegung nur zum Teil ausführt, zum anderen, daß das Labellum von vornherein unvollständig ausgebildet wird. Ob diese Anomalien mit der Bastardnatur der Gartenhybriden zusammenhängen, da ich sie bei wilden Arten niemals beobachtete, muß dahingestellt bleiben. Auffallend ist andererseits die Ähnlichkeit zwischen manchen dieser natürlichen Zwischenformen und den künstlich am Klinostaten entstandenen von Gladiolus paluster.

Bateson hat versucht, die Herkunft von Gladiolus gandavensis zu ermitteln, um Anhaltspunkte für die Entstehung des Typ II zu bekommen. Die mutmaßlichen Eltern cardinalis und psittacinus — genau sind sie nicht festzustellen — waren nach Bateson beide nach Typ I gebaut. Bei dem Mangel an genauen lückenlosen Statistiken über diese aus generationenlanger Züchtung und Kreuzung hervorgegangenen Formen wird sich wohl schwerlich je feststellen lassen, wie Typ II erstmals entstanden ist. Bateson findet sich damit ab, daß Typ II bei Gladiolus gandavensis als Variation auftritt, ob aber eine solche Variation bei dessen Eltern oder anderen wilden Formen je vorkommt, könne nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Für das Zustandekommen der Dorsiventralität gibt Bateson zunächst die rein formale Erklärung, daß „im Zusammenhang mit dem Stellungswechsel der Blüte die radiale Symmetrie verloren gegangen sei". Als die Blüte irregulär wurde, sei eine ausgeprägte bilaterale Symmetrie hinzugetreten, die auf zwei Hauptwegen Typ I und II produziert werde. Ferner erhalte die Blüte ihren Typ gemäß dem Plan, nach dem ihre Irregularität entwickelt sei. Wie bereits dargestellt, ist aber tatsächlich das Auftreten des Labellums das Primäre, dann erst setzt die Krümmung ein und nicht umgekehrt. An einer anderen Stelle äußert Bateson: „So closely does the position of the flower depend upon the degree of modification in the segments, that for a moment it seemed, that perhaps the flower might be rotated into position in correspondence with some physical stimulus conveyed by the petals and varying with their size and intensity of marking". Bateson zieht also hier erstmals für die Ursache der Dorsiventralität einen Außenfaktor heran, der Versuch einer experimentellen Begründung — er ließ junge Blüten getrennt von der Hauptachse aufblühen — blieb jedoch erfolglos.

Die Dorsiventralität im Pflanzenreich kann entweder schon in der Pflanze selbst verankert, also eine innere, autonome sein, oder sie wird erst im Laufe der Entwicklung des Individuums durch Außeneinflüsse hervorgerufen oder es ist das Zusammenwirken beider sowohl innerer wie äußerer Faktoren für ihr Auftreten maßgebend. Spielen innere Faktoren eine Rolle, so kann sich das darin äußern, daß schon auf frühester Entwicklungsstufe die junge Blütenähre einen Unterschied zwischen Vorder- und Rückseite erkennen läßt und ferner darin, daß die Perigonteile der Blüte in Anlegungs- und Entwicklungsfolge eine der künftigen Symmetrieebene entsprechende einseitige Förderung erfahren. Aufschluß hierüber wird die Entwicklungsgeschichte geben. Ferner ist zu erwarten, daß eine solche inhärente Dorsiventralität sich auch in der Gestaltung der übrigen Kormusteile, also außer im Sproß auch in der Wurzel, in diesem Falle der Knolle äußert.

Die Gladiolus-Knollen sind mehr oder weniger asymmetrisch gebaut und sitzen schief auf der vorjährigen Knolle auf zum Unterschied von der gleichmäßig kugeligen, vertikal über der vorjährigen liegenden Crocus-Knolle. Es war also zu untersuchen, ob tatsächlich Beziehungen zwischen der Dorsiventralität in Sproß und Knolle bestehen. Troll spricht erstmals die Annahme aus, daß auch bei Gladiolus paluster ähnlich wie z. B. bei Polygonatum („wo der Zusammenhang der Krümmungen mit der Dorsiventralität des Sproßsystems und des Rhizoms unzweifelhaft ist") eine allgemeine Dorsiventralität zugrunde liegt, die

sich auch darin äußern werde, daß die Tochterknolle auf der Seite der alten Knolle entsteht, nach der auch die Krümmung der Infloreszenzachse und der Blüten weist. Angeregt durch Herrn Dr. Troll, prüfte ich in diesem Sinne zunächst die großen Knollen der Garten-Hybriden. Die diesjährige Knolle sitzt, wie erwähnt, exzentrisch auf der geschrumpften vorjährigen. Die kräftigen Zugwurzeln entspringen etwa auf $^2/_3$ des Umfangs der Knollenbasis und ziehen so die diesjährige Knolle einseitig in den Boden. Die Sproßachse wächst naturgemäß vertikal aufwärts, wodurch die Knolle in einen kleineren höher- und einen größeren tiefergelegenen Teil zerlegt wird. Ich beobachtete nun in vielen Fällen, daß die heranwachsende Blütenähre sich nach der Seite krümmte, nach der auch ihre Knolle geneigt war, d. h. in der Symmetrieebene der Knolle. Bei Gladiolus paluster liegen die Verhältnisse dagegen viel weniger klar. Die Knollen zeigen selten eine ausgesprochene Dorsiventralität, meist sind sie unregelmäßig kugelig ausgebildet; die junge Knolle sitzt gleichfalls schräg auf der alten. Eine deutliche Beziehung zwischen der Neigungsrichtung der Blütenstandsachse und der Symmetrieebene der Knolle war nicht festzustellen. Die Medianebene der Ähre, die die Hochblattscheide gerade verlassen hat, also noch nicht einseitswendig geworden ist, steht senkrecht zur Symmetrieebene der Knolle. Die Entwicklung der jungen Infloreszenz zeigt nun aber, daß die Blütenstandsmediane durchaus nicht immer von vornherein schon diese Lage einnimmt, sondern meist mit der Knollenmediane einen spitzen Winkel bildet oder mit ihr zusammenfällt. Bei der weiteren Entwicklung, d. h. ungefähr von dem Zeitpunkt an, wo die Niederblattscheide durchbrochen wird, dreht sich die Blütenstandsachse allmählich; bei Gladiolus paluster aber meist nicht bis zu einem Winkel von 90°, wodurch die erwähnte Abweichung zwischen Knollen- und Sproßsymmetrie zustande kommt.

Geht man von der Bewurzelung der Knolle der Hybriden aus, so zeigt sich, daß die Zugwurzeln ausschließlich dort entspringen, wo die junge Knolle über die alte am weitesten hervorragt, wo also der Widerstand der alten Knolle bei der Tieferlegung am geringsten ist. Während zu der Zeit, wo die ersten Zugwurzeln auftreten, die vorjährige Knolle der Hybriden und von Gladiolus paluster zwar noch vorhanden, aber schon deutlich im Verschrumpfen begriffen ist, fand ich sie bei Gladiolus segetum Ker. noch vollkommen erhalten, jedoch merkwürdigerweise mit ihrer Achse nahezu wagrecht gestellt. Während sonst eine Mehrzahl kleinerer Zugwurzeln vorhanden ist, tritt hier zunächst nur eine einzige besonders große an der jungen Knolle auf. Die alte sehr kräftige Knolle stellt hier ein noch größeres Hindernis dar als in den

vorher erwähnten Fällen, die junge kann also ihre endgültige Tiefenlage nur dadurch erreichen, daß sie neben die alte zu liegen kommt, wozu allerdings ein sehr kräftiger Zug erforderlich ist; daher tritt hier die besonders große Zugwurzel auf. Da aber bei Gladiolus fast stets gleichzeitig nur zwei Knollengenerationen nebeneinander zu beobachten sind — nur an Herbarmaterial von Gladiolus paluster fand ich einmal drei —, ist die Frage der Beziehung der Blütensproß- zur Knollensymmetrie nicht exakt zu entscheiden. Erst die Entwicklungsgeschichte mehrerer Knollengenerationen einundderselben Pflanze unter genauer Beobachtung und Festlegung der Dorsiventralitätsebene des jeweiligen Blütensprosses und der dazugehörigen Knolle wird hierüber endgültigen Aufschluß bringen können. Bei der starken Variation der Knollen untereinander ist dazu sehr reichliches Material erforderlich.

Anatomische Unterschiede zwischen Vorder- und Rückseite der Blütenstandsachse sind nicht vorhanden. Es bleibt also noch festzustellen, wieweit sich etwa die Dorsiventralität in der Entwicklungsgeschichte des Blütenstandes äußert. Es war denkbar, daß die Deckblätter der jungen Blütenanlagen auf der einen Breitseite der Ähre weiter übereinandergriffen als auf der anderen. Die zahlreichen untersuchten jungen Blütenstände zeigten aber keinerlei Abweichungen von streng zweizeiliger Anordnung, weder Blüte noch Deckblätter waren zugunsten einer der beiden Seiten verschoben. Dagegen findet sich in der Literatur des öfteren — so bei Eichler und Heinricher (1879) — der Hinweis, daß die von Payer bei Gladiolus communis beobachtete Förderung der Blütenrückseite — er stellte fest, daß die beiden adaxialen Höcker des äußeren Perigons zuerst auftreten — wohl mit der späteren Zygomorphie der Blüten zusammenhängen möge. Wäre das aber wirklich der Fall, so müßten ausschließlich median-zygomorphe Blüten auftreten. Schumann (1890) widerlegte bereits diese Ansicht, indem er feststellte, daß die Zygomorphie erst kurz vor der Anthese auftritt und daß die Förderung der Blütenanlage nicht mit dem dorsiventral beeinflußten Teil der Blüte zusammenfällt. Die Entstehungsfolge der einzelnen Perigonteile, auf die die früheren Autoren, besonders Eichler, großen Wert legten, steht erstens mit der späteren Dorsiventralität in keinerlei Zusammenhang und schwankt zweitens, wie schon früher erwähnt, innerhalb der einzelnen Spezies. Ferner eilt im Laufe der weiteren Entwicklung der jungen Blüte bald der unpaare Teil des äußeren Perigons voran, bald der paarige. Die spätere Abweichung von der radiären Symmetrie kommt also entwicklungsgeschichtlich nicht zum Ausdruck. Dieser Befund legt den Schluß nahe, daß die Dorsiventralität der Blüte

von Gladiolus erst in einem sehr späten Entwicklungsstadium sekundär durch äußere Faktoren induziert wird und nicht autonom ist.

Als solche äußere Faktoren kommen in erster Linie Licht und Schwerkraft in Frage. Für die Versuche wurden anfangs hauptsächlich Gandavensis-, weniger Primulinus-Hybriden verwendet, später Gladiolus paluster. Sie fanden mit Ausnahme der Klinostat-Versuche im Freien statt.

Einseitige Beleuchtung mittels eines mit Spalt versehenen Verdunkelungszylinders und vollständige Verdunkelung hatten keinen Einfluß auf die Ausbildung der Dorsiventralitätsebene. Im ersten Fall erfolgte die Krümmung nach einer beliebigen anderen Richtung unabhängig vom Lichteinfall, im letzten war die Achse trotz völligen Lichtausschlusses gleichfalls gekrümmt und hatte dementsprechend dorsiventrale Blüten. Diese Krümmung ist aber zum Teil auch auf die durch die völlige Dunkelheit verursachte Vergeilung und damit Schwächung der Achse zurückzuführen. Auch die übrigen beobachteten unbeeinflußten Freilandexemplare, sowohl der Hybriden als der natürlichen Arten, waren in der Neigung ihrer Ähren keineswegs vorherrschend nach einer Himmelsrichtung orientiert.

Eine Beeinflussung der Schwerkraftswirkung wurde erst auf mechanischem Wege versucht. Die Blütenstandsachsen waren in allen diesen Fällen vertikal aufgebunden, von dem Augenblick an, wo die junge Ähre die Hochblattscheide verläßt. Eingipsen der jungen Blüten, um deren Krümmung zu verhindern, was natürlich erst nach der Loslösung aus dem Ährenverband stattfinden konnte, hatte zur Folge, daß entweder die Kronröhre erst über den eingegipsten Teil hinauswuchs und sich dann doch krümmte oder daß der Gips einfach gesprengt wurde. Gleichzeitiges Einspannen der Blüten zweier Zeilen zwischen zwei Brettchen, die dem Wachstum entsprechend verschoben werden konnten, verhinderte zwar die Krümmung, die Blüten wurden aber doch dorsiventral. Auch daraus ergibt sich wieder, daß nicht die Krümmung die Ausbildung des Labellums veranlaßt, sondern umgekehrt. Exakt lassen sich jedoch solche mechanischen Eingriffe niemals durchführen, da erstens die Pflanzen ungeheuer rasch wachsen, sodaß trotz alles Festbindens der obere Teil der Ähre innerhalb weniger Stunden über die letzte Fixierungsstelle hinauswächst und nun, statt vertikal zu bleiben, überhängt, sodaß die Blüten dem Schwereireiz ausgesetzt sind. Zweitens sind die einzelnen Blüten erst zu einer Zeit isoliert und für den Versuch zugänglich, wo meist die Färbung und Differenzierung des Labellums schon eingesetzt hat.

An dieser Stelle sei ein Versuch eingeschaltet, der nachweisen sollte, ob bei der Orientierung der Blüten vielleicht auch richtende

Faktoren zwischen Haupt- und Seitenachse eine Rolle spielten. War dies der Fall, so mußte frühzeitige Entfernung des oberhalb einer Blüte liegenden Ährenteiles auf diese nunmehr oberste Blüte eine Einwirkung haben. Bei den Versuchspflanzen, die im übrigen völlig unbeeinflußt sich hatten entfalten können (also nicht festgebunden waren), divergierten die Blütensymmetralen beider Zeilen unter einem spitzen Winkel. Die nunmehrige oberste Blüte wurde gleichfalls dorsiventral und krümmte sich wie alle übrigen, dagegen stand sie nicht mehr wie ursprünglich genau über der vorhergehenden Blüte ihrer Zeile, sondern hatte ihre Symmetrieebene in die Ebene der Winkelhalbierenden des Divergenzwinkels beider Blütenzeilen eingestellt. Die Dorsiventralität und Krümmung der Blüten kann also nicht als Korrelation zwischen Hauptachse und Seitenblüte aufgefaßt werden, dagegen geht aus diesem Versuch wieder deutlich die Tendenz der Blüten hervor, ihre Symmetrale in eine zur ursprünglichen Mediane senkrechte Ebene einzustellen. Bei einer gekappten Pflanze mit median-dorsiventralen Blüten und einer von Anfang an aufrechten Blütenstandsachse war die nunmehrige oberste Blüte radiär geworden. Dieser Fall steht keineswegs in Widerspruch zu dem vorigen, sondern ist eine Folge der aufrechten Blütenstandsachse und der durch die Entfernung des oberhalb befindlichen Infloreszenzteiles bedingten völlig vertikalen Stellung der betreffenden Blüte. Wie schon erwähnt, treten auch innerhalb solcher median-dorsiventraler Ähren öfter radiäre Blüten auf. Auf die Ursache dieser Erscheinung wird bei Besprechung der experimentellen Ergebnisse zurückzukommen sein, da auch bei künstlich erzeugter medianer Zweizeiligkeit (Antholyza) fast stets ein oder die andere Blüte der Ähre radiär wird. Bei normalen Pflanzen aber weicht die letzte zur Entfaltung gelangende Blüte nicht von den übrigen ab, weil stets noch ein verkümmerndes Achsenende mit meist noch 6—10 Blüten da ist.

Bei Pflanzen, deren Blütenstandsachse horizontal fixiert worden war, richteten sich sämtliche Blüten senkrecht zur Hauptachse auf, das Labellum zeigte nach vorn dem Achsenende zu, war also an dem in der Horizontalstellung zu unterst gelegenen Perigonteil entstanden, was auf eine Beteiligung der Schwerkraft hindeutet.

Zum experimentellen Nachweis der Schwerkraftswirkung bei Gladiolus wurden die Pflanzen teils invers aufgehängt, teils auf den Klinostaten gebracht. War z. B. die Krümmung der Perigonröhre lediglich durch einseitigen Schwereireiz verursacht, so mußte sie bei allseits gleicher Einwirkung der Schwerkraft, also z. B. an der horizontalen Klinostatenachse ausbleiben. Besitzt aber die eine Seite der Kronröhre

von vornherein eine stärkere Wachstumstendenz, so muß sich diese auch bei kontinuierlicher Drehung am Klinostaten äußern. Die Gladiolus-Hybriden zeigten sich hierfür ungeeignet, da sie Gewächshausluft nicht vertrugen und die Blüten noch vor der Entfaltung vertrockneten. Ferner führte die außerordentliche Größe bei dem anfangs allein zur Verfügung stehenden Pfefferschen Klinostaten zu Unregelmäßigkeiten im Gang. Dagegen war Gladiolus paluster für derartige Versuche sehr brauchbar.

Fig. 33. Gladiolus paluster: Normale dorsiventrale Blüten; bei der Blüte in Vorderansicht ist der rechte Rand des mittleren Labellumblattes künstlich auf das rechte Labellumblatt heraufgelegt.

Die austreibenden Knollen wurden Mitte März, wo eben erst die Niederblattscheide aus dem Boden hervorgebrochen war, in Töpfe verpflanzt. Im April kamen sie ins Gewächshaus und Mitte Mai, d. h. 6—8 Wochen vor der Anthese, auf die horizontale Achse des Klinostaten. Zu dieser Zeit waren die jungen Infloreszenzen durchschnittlich 3 cm lang und noch vollständig von den Laubblättern eingeschlossen, eine geotropische Beeinflussung konnte also in diesem Stadium noch nicht stattgefunden haben. Wie der Verlauf späterer Beobachtungen zeigte, hätte es auch genügt, die Pflanzen erst kurz vor dem Hervorbrechen der Ähre aus der Hochblattscheide auf den Klinostaten zu bringen. Die horizontale Achse des elektrischen Klinostaten machte 10 Umdrehungen in der Stunde. 10 Pflanzen waren verteilt auf fünf Töpfe — ein Topf am einen Ende der Achse, die übrigen vier in einem besonderen Gestell befestigt am anderen Ende. Die Blütenstandsachsen wurden während des starken Längenwachstums durch Spannung mittels einer Schnur gestrafft erhalten. Die Pflanzen gediehen gut, wurden nur etwas länger als die Freilandexemplare, fruktifizierten aber genau so reichlich wie diese.

Die normale Blüte (Fig. 33) von Gladiolus paluster Gaud. ist hellkarminrot gefärbt. Die am Labellum beteiligten Blätter des inneren Perigons sind viel schmäler und liegen näher beieinander als die übrigen

Perigonblätter (vgl. auch Troll, 1928, S. 327, Querschnitt Abb. 247). Ihre charakteristische Zeichnung ist ein kräftiger, in der Mitte verbreiterter weißer Strich innerhalb eines dunkelpurpurnen Rautenfeldes. Das zum Labellum gehörige Blatt des äußeren Perigons hat die gleiche Zeichnung nur schwächer ausgebildet, der weiße Strich innerhalb des roten Feldes fehlt zuweilen ganz, dieses ist schmäler und kürzer. Gegenüber den fast flachen Labellumblättern sind auch hier die drei anderen Perigonblätter gewölbt, das mittlere am stärksten; es bildet die Oberlippe, in der Antheren und Griffel liegen.

Während der Entfaltung der Blüten am Klinostaten war folgendes zu beobachten. Bei allen Blüten bis auf eine war das äußere Perigon, dessen eines Blatt normalerweise am Labellum beteiligt ist, radiär ausgebildet. Im inneren Perigon traten alle Übergangserscheinungen auf vom zweifachen Labellum bis zum vollständigen Verschwinden des Labellums. Die Verteilung der einzelnen Typen auf die betreffenden Pflanzen ist aus der Tabelle ersichtlich.

| Topf | Pflanze | Blüte völlig dorsiventral | b. gleichförm. ä. P. 2-fach Lab. | 1-fach Lab., d. 2 andern Bl. d. i. P. verschieden groß u. verschieden gezeichnet | 1-fach Lab., d. 2 andern Bl. d. i. P. gleichgroß, Zeichnung oft verschieden stark | Blüte radiär | Anzahl der Blüten pro Pflanze |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I | a | — | — | 1 | 3 | 2 | 6 |
| | b | — | 5 | — | 1 | — | 6 |
| | c | — | — | 2 | 3 | — | 5 |
| II | a | — | — | — | 5 | 4 | 9 |
| | b | — | — | 1 | 2 | 3 | 6 |
| III | | — | — | 3 | 3 | 2 | 8 |
| IV | a | — | 2 | 1 | 4 | — | 7 |
| | b | — | — | 2 | 2 | — | 4 |
| V | a | 1 | — | — | 1 | 1 | 3 |
| | b | — | — | — | 2 | 3 | 5 |
| Anzahl in Stück | | 1 | 7 | 10 | 26 | 15 | 59 |
| | | | | 36 | | | |
| „ „ Proz. | | 1,7% | 11,9% | 61% | | 25,4% | |

Abkürzungen: ä. P. = äußeres Perigon, i. P. = inneres Perigon, Bl. = Blätter, 2-fach Lab. = 2 Blätter des inneren Perigons als Labellum ausgebildet, 1-fach Lab. = 1 Blatt des inneren Perigons als Labellum ausgebildet.

Von den 59 Blüten der 10 Pflanzen war nur bei einer einzigen der ursprüngliche dorsiventrale Typ vollständig erhalten. Bei weiteren

7 Blüten waren zwei Blätter des inneren Perigons als Labellum ausgebildet. Von 36 Blüten, wo nur ein Blatt des inneren Perigons Form und Zeichnung des Labellums aufwies, waren bei $^1/_3$ die beiden anderen Blätter untereinander verschieden, sowohl nach Form als nach Zeichnung, indem das größere meist keine Zeichnung oder nur einen schwachen Strich, das kleinere einen stärkeren dunkelpurpurnen Strich besaß. Hier war also der Labellumcharakter des zweiten inneren Perigonblattes nur mehr angedeutet und damit eine Übergangsblütenform entstanden, wie sie in den bereits erwähnten intermediären Blüten der Gladiolus-Hybriden natürlich auftritt. Bei $^2/_3$ glichen sich die beiden anderen Blätter des inneren Perigons in der Form völlig, die Strichzeichnung war meist verschieden stark. Bei einigen dieser Blüten mit einfachem Labellum hatte dieses eine neue Blütensymmetrie veranlaßt, derart, daß die beiden anderen inneren Perigonblätter mit dem dazwischenliegenden des äußeren sich zu einer Oberlippe wölbten, es war also eine Blüte vom Typ II entstanden, jedoch ohne Beteiligung der entsprechenden äußeren Perigonblätter am Labellum. Man konnte dabei deutlich beobachten, daß charakteristische farbige Zeichnung in engem Zusammenhang steht mit schmaler flacher Form der betreffenden Perigonabschnitte und umgekehrt breite, stark gewölbte Form mit völligem Fehlen oder nur ganz schwacher Andeutung der farbigen Zeichnung. Bei den radiären Blüten (Fig. 34, 35) besitzen die untereinander gleichen Blätter des inneren Perigons im Gegensatz zu denen des äußeren in der Blattmitte einen feinen, dunkelpurpurnen Strich. Ferner übertreffen sie die Blätter des äußeren Perigons an Länge, Stärke der Wölbung, besonders aber an Breite, wodurch eine solche radiäre Blüte gegenüber der normalen dorsiventralen viel größer erscheint. Diese Veränderungen lassen auch auf einen deutlichen Zusammenhang schließen zwischen Schwerkraft und Farbstoffverteilung derart, daß bei allseitig gleicher Einwirkung der Schwerkraft das Anthozyan zunächst überhaupt in viel geringerer Menge auftritt und dann nicht in zwei Blättern konzentriert, sondern auf alle drei gleichmäßig verteilt wird. Hier sei an die erstmals von Kraus (1879/80) und

Fig. 34. Gladiolus palustor: Radiäre Blüten.

neuerdings von Warner (1928) beobachtete Zuckerdifferenz an geotropisch gereizten Pflanzenteilen erinnert. Der Zuckergehalt der Unterseite der betreffenden Sprosse war höher als der der Oberseite. In dem Falle von Gladiolus paluster steht ein Plus an dunkelpurpurnem Farbstoff im unteren Teil der Blüte dem völligen Fehlen desselben im oberen gegenüber. Da bekanntlich die Anthozyanine Glukoside sind, die aus dem Zusammentritt von Zucker und Alkoholen entstehen, ist ein Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen anzunehmen. Über die quantitativen Beziehungen zwischen Reizdauer und Farbstoffbildung und -verteilung müßte jedoch erst eine spezielle Untersuchung mit allen Methoden der Reizphysiologie und Mikrochemie Aufschluß geben. Die Staubblätter hatten in den meisten radiären Blüten ihre ursprüngliche radiäre Stellung mit dem Griffel in der Mitte und extrorser Lage der Antheren. Auch bei den übrigen Blüten waren sie in ihrer Stellung gleichfalls deutlich durch den Klinostaten beeinflußt. Im Vergleich zu dem Verhalten des Perigons war jedoch bei den Zwischenformen der Antheren das Gleichgewicht zugunsten einer stärker oder schwächer dorsiventralen Ausbildung verschoben. Die kräftige, oft fast rechtwinkelige Krümmung der Kronröhre normaler Pflanzen war am Klinostaten bei den intermediären Blüten stark abgeschwächt, bei den radiären vollständig unterblieben, hier lagen also die Blüten beider Zeilen vollständig in einer Ebene (Fig. 35).

Fig. 35. Gladiolus paluster. Pflanzen am Klinostaten: Die radiären Blüten haben sich deutlich in der ursprünglichen Mediane entfaltet.

Bei der Länge der Blütenähren (ca. 70 cm) und dem starken Wachstum ließ sich ein zeitweiliges Durchhängen der Achsen nicht völlig vermeiden, trotzdem in kurzen Zeitabständen die Spannung immer wieder erneuert wurde. Darauf führe ich es zurück, daß nur ein Teil der Blüten der Versuchspflanzen radiär wurde. Die radiären Blüten traten immer im mittleren Teil der Ähren auf, die den Schwankungen

in der Regulierung am meisten ausgesetzten jüngsten Blüten zeigten die stärkste Annäherung an die dorsiventrale Form. Bei einem neuen Versuch müßte die Spannung selbsttätig mittels eines Gewichtes reguliert werden, wie das auch bei dem späteren Versuch mit Antholyza geschah. Hierbei kann aber pro Topf nur eine Pflanze verwendet werden.

Der Inversversuch mit Gladiolus paluster ergab folgendes. Von den 16 Blüten zweier Pflanzen besaßen zwei die ursprüngliche Dorsiventralität mit zweifachem Labellum, 11 ein einfaches Labellum. Bei drei Blüten war die Zeichnung des zweiten Labellumblattes nur wenig abgeschwächt, doch verlief die Symmetrieebene der Blüte so, als wäre nur ein einfaches Labellum vorhanden. Dieses war bei allen Blüten von dem am tiefsten liegenden Abschnitt des inneren Perigons gebildet, d. i. bei inverser Lage der mediane hintere (6) des inneren Perigons. Im Gegensatz zu den Blüten der aufrechten Pflanzen blieb die Kronröhre vollkommen gestreckt, was sich daraus erklärt, daß sie von vornherein nicht über der Horizontalen liegt wie bei den normalen Pflanzen. Außerdem geht daraus aber hervor, daß die Ruhelage des Labellums nicht auf die Horizontale beschränkt ist, sondern wie hier auch noch Winkel von — 50° einschließt. Ebenso war keine Drehung nötig, da die Symmetrieebene in der Mediane des Blütenstandes lag. Wenn gleichwohl bei dem Inversversuch von Fig. 36 die Blüten beider Zeilen bis auf die drei vorletzten nicht in eine Ebene fallen, so hat dies darin seine Ursache, daß das angehängte Gewicht nicht schwer genug war, um im oberen kräftigeren Teil der Blütenstandsachse eine leichte Drehung der Internodien zu verhindern. Bei einer Blüte trat auf beiden dem Labellum benachbarten Blättern des äußeren Perigons ein feiner dunkler Strich auf; würde sich dieser noch zu einer regulären Labellumzeichnung vervollständigen, dann hätten wir eine Blüte vom Typ II vor uns. Diese würde von dem normalen Typ II

Fig. 36. Gladiolus paluster, Inversversuch: Bei den Blüten in seitlicher Ansicht ist die fehlende rechtwinkelige Krümmung der Kronröhre erkennbar.

nur darin abweichen, daß nicht einer der vorderen Abschnitte des inneren Perigons, sondern der hintere unpaare am Labellum beteiligt ist.

Leider versäumte ich, einen entsprechenden Versuch mit aufrechter, straff gespannter Achse zu machen, wie später bei Antholyza. Es ist zu erwarten, daß, da in diesem Falle die paarigen abaxialen Blätter des inneren Perigons am tiefsten liegen, nun ein medianes zweiteiliges Labellum auftritt, wie bei den median-dorsiventralen Gladiolus-Hybriden, vielleicht auch unter Beteiligung des medianen abaxialen äußeren Perigonblattes. Dieser Versuch wäre wünschenswert, um zu zeigen, daß sämtliche Blätter des inneren Perigons zur Bildung eines Labellums befähigt sind, ebenso wie sie in der radiären Blüte umgekehrt sämtlich gleichartig ausgebildet werden können. Immerhin geht aus den Ergebnissen der bisherigen Versuche deutlich hervor, daß der maßgebende und auslösende Faktor für die dorsiventrale Ausbildung der Blüten von Gladiolus paluster die Schwerkraft ist.

Schwerkraft als Ursache der Dorsiventralität der Blüte ließ sich ferner bei der bekannten Tritonia crocosmaeflora nachweisen, deren orangegelbe Blüten jedoch nicht so ausgeprägt dorsiventral sind wie bei Gladiolus. Die beiden Blätter des inneren und das eine des äußeren Perigons, die das Labellum bilden, zeichnen sich vor den übrigen lediglich durch intensivere Färbung aus und durch paarweise an ihrer Basis auftretende dunkelbraune Flecken. Zuweilen begegnen uns diese Flecken — aber deutlich abgeschwächt — auch auf den übrigen Perigonblättern. Die Perigonröhre der Blüte ist bei Tritonia ebenfalls gekrümmt, die Blüten sind an der geneigten Achse schräg nach abwärts gerichtet. Die Symmetrieebenen beider Zeilen divergieren unter einem stumpfen Winkel. Bei der invers fixierten Infloreszenz dagegen lagen alle Blüten in der ursprünglichen Medianebene, und das Labellum entstand auf der neuen physikalischen Unterseite, also aus Blatt 1, 6, 5, statt aus 6, 1, 2, ganz analog Gladiolus paluster. Wenn Blatt 5, das bei der normalen Pflanze an der Oberlippe teilnimmt, hier plötzlich als Teil des Labellums auftritt, so ist das ein Beweis, daß auch die normal nicht daran beteiligten Blütenabschnitte die Fähigkeit haben, ein Labellum zu bilden und daß es lediglich darauf ankommt, welcher Teil der Blüte während der Entwicklung am tiefsten liegt. Im Gegensatz zu Gladiolus tritt ferner bei Tritonia ein sehr typischer negativer Geotropismus der Fruchtknoten deutlich in Erscheinung. Die durch die Inversstellung anfangs schräg abwärts gerichteten Fruchtknoten krümmten sich immer weiter auf, noch lange, nachdem die Blüten bereits abgefallen waren, sodaß sie schließlich horizontal oder sogar schräg aufwärts standen.

Andere Vertreter der Ixioideen (der Untergruppe der Watsonieae angehörig) zeichnen sich dadurch aus, daß die im frühesten Jugendstadium noch gestreckte Blütenstandsähre, die sich im Laufe der weiteren Entwicklung gleichfalls nach einer Seite überkrümmt, im Gegensatz zu Gladiolus diese Stellung dauernd beibehält. Bei Freesia refracta Klatt. z. B. (Fig. 37) macht die vertikale Achse nach der zweituntersten oder der untersten Blüte einen scharfen Knick, wodurch dann die an dieser Stelle befindliche Blüte scheinbar in der Verlängerung der Achse steht und der Rest der Infloreszenzachse ungefähr horizontal zu liegen kommt (vgl. auch die Beobachtungen von Urban an Glad. undulatus Jacq. var. roseus). Die Dorsiventralität der farbigen oder weißen Blüten gibt sich hier in einem ausgedehnten gelben Fleck an der Basis des mittleren, oder wie im vorliegenden Falle, aller drei Labellumabschnitte kund. Die Blüten stehen nahezu hintereinander, das Labellum nach vorn, dem Achsenende zugewendet, also in einer Stellung, wie sie auch der Versuch mit der horizontal fixierten Blütenstandsachse einer Gartenhybride von Gladiolus ergab. Das Labellum besteht aus genau denselben Perigonabschnitten wie bei Gladiolus Typ I. Die Orientierungsbewegung der Blüten geht so vor sich, daß sie sich samt Fruchtknoten und Spathablättern bis in die Vertikale aufkrümmen. Begünstigt durch die hier besonders starke gegensinnige Drehung der Internodien, kommen dabei die Blüten durch Näherung ihrer Ansatzstellen auf der Oberseite der Blütenstandsachse hintereinander zu stehen. Das Labellum wird in der Richtung angelegt, in der die ganze Infloreszenz geneigt ist und in der

Fig. 37. Freesia refracta: Links unbeeinflußter, rechts an der Krümmung verhinderter Blütenstand.

sich auch die einzelne Blüte aufkrümmt. Läßt man eine solche Freesia-Infloreszenz an vertikal straff gespannter Achse wachsen (Fig. 37), so behalten die einzelnen Blüten ihre ursprüngliche Anordnung in zwei Zeilen bei, die um 180° voneinander getrennt sind, das Labellum tritt in der Medianebene des Blütenstandes auf, gebildet aus den Perigonblättern 2, 3, 4 und nicht wie sonst 2, 1, 6. Bei Fig. 37 war das obere Ende der Blütenstandsachse durch eine Unvorsichtigkeit abgerissen worden, wie überhaupt bei den relativ zarten Infloreszenzachsen diese Gefahr sehr groß ist, da man sie durch ein Gewicht beschweren muß, das auch nicht zu gering sein darf.

Ähnlich gebaut ist die Infloreszenz von Anomatheca cruenta Lindl. Die Blütenstandsachse zeigt gleichfalls einen scharfen Knick, doch richten sich die Fruchtknoten viel schwächer auf als dort, dafür krümmen sich die Blüten durch eine starke Biegung der Kronröhrenbasis unmittelbar über dem Fruchtknoten auf. Die drei Labellumblätter des hellroten, im unteren Teil röhrig verwachsenen, im oberen flach ausgebreiteten Perigons sind von den übrigen nur durch einen großen dunkelroten Fleck an ihrer Basis unterschieden (Fig. 38a). Am Klinostaten wurden die Blüten in der Weise radiär, daß dieser Fleck statt auf zwei Blättern des inneren und einem Blatt des äußeren Perigons nunmehr auf allen drei Blättern des inneren Perigons gleichmäßig auftrat, dagegen vom äußeren vollständig verschwunden war (Fig. 38b). Die Kronröhre war vollkommen gestreckt geblieben und fiel in die Verlängerung der Fruchtknotenachse, sodaß die Blüten — in

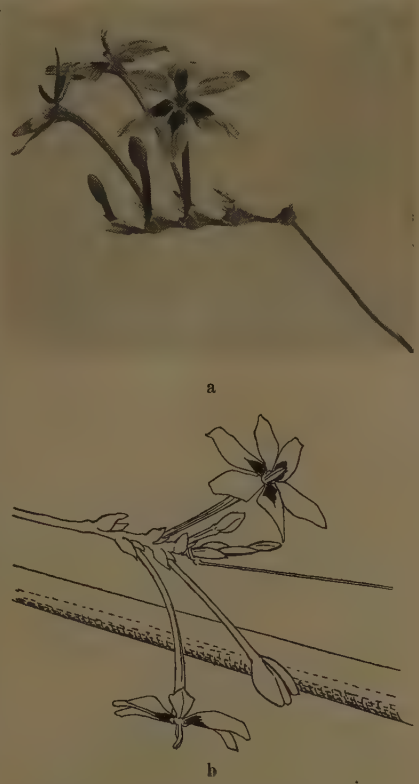



Fig. 38a—b. Anomatheca cruenta: a normaler Blütenstand, b radiäre Blüten.

zwei Zeilen schräg von der Achse abstehend — in der ursprünglichen Mediane lagen.

Am extremsten war aber die Dorsiventralität der Blüten bei Antholyza aethiopica ausgeprägt. Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Formen entsteht hier keine dreiteilige Unterlippe, sondern eine Oberlippe aus dem einen abaxialen Abschnitt des inneren Perigons 4 (Fig. 39, 41 a—b). Dieser wird, während die übrigen fünf Perigonzipfel ganz kurz bleiben, so lang wie der ganze etwa $^5/_6$ der Blüte betragende verwachsene Teil des gelblichgrünen Perianths und fällt auf durch eine leuchtend zinnoberrote Färbung, die noch weit über den Rücken der gekrümmten Kronröhre herabläuft. Nirgends sonst sind der stielartige untere und der hier röhrige sonst aber meist kelchartig erweiterte obere Teil der Kronröhre so scharf voneinander abgesetzt wie bei Antholyza aethiopica, sodaß die Blüte gestielt wirkt. Dieser stielartige Teil ist allein außer der Oberlippe noch rot gefärbt. Die großen Antheren ragen oft fast um die doppelte Länge der Oberlippe über den Perigonrand hinaus; die Filamente sind analog Gladiolus untereinander parallel der Oberlippe angepreßt, hinter ihnen der Griffel. Das mittlere Filament ist etwas länger als die beiden anderen. Die etwas schräg stehende Infloreszenzachse der fertigen Pflanze ist dicht mit Blüten besetzt, meist 10—20.

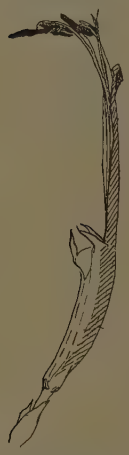


Fig. 39. Antholyza aethiopica: Dorsiventrale Blüte.

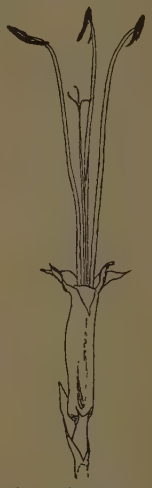


Fig. 40. Antholyza aethiopica: Radiäre Blüte, am Klinostaten entstanden.

Die Orientierungsbewegungen der Blüten und die gegensinnige Drehung der Internodien verlaufen wie bei Gladiolus, nur divergieren die Blüten beider Zeilen hier meist noch stärker, was mit den besonders ausgeprägten Torsionen des Kronröhrenstieles zusammenhängt.

Bei vertikal gespannter Hauptachse wurden die Blüten median-dorsiventral (Fig. 42), d. h. nicht mehr das eine abaxiale, sondern deutlich das mediane Blatt des inneren Perigons bildete die Oberlippe. Dabei waren in zwei Fällen von je 15 Blüten zwei Blüten vollständig radiär; die Kronröhre zeigte keinerlei Krümmung, sondern stand aufrecht und parallel der Hauptachse mit dem Perigonsaum nach oben, während alle übrigen Blüten median-dorsiventral ausgebildet waren.

Hierin stimmen also die künstlich erzeugten aufrechten Infloreszenzen mit medianer Zweizeiligkeit vollkommen mit denen natürlicher Entstehung, z. B. von Gladiolus gandavensis hybr., überein, wo gleichfalls mitunter radiäre Blüten auftreten. Die Ursache hierfür sehe ich darin,

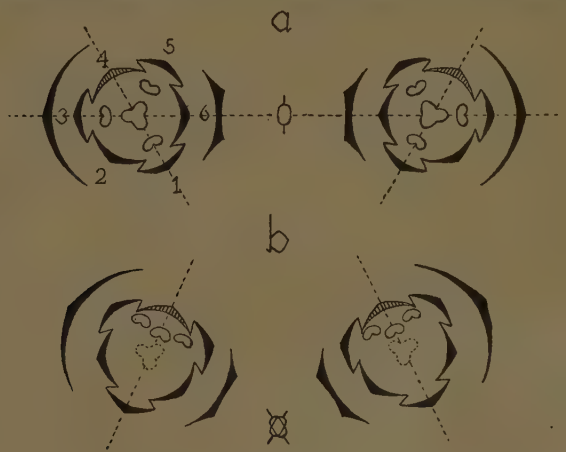



Fig. 41a—b. Antholyza aethiopica, Diagramm: a Ausgangs-, b Endstellung der Blüten.

daß vielfach die eine oder andere Blüte zufällig von vornherein zur Blütenstandsachse nahezu parallel, also vertikal steht, während die meisten einen, wenn auch sehr spitzen Winkel mit ihr bilden. Einseitige Einwirkung der Schwerkraft fällt bei diesen Blüten also fort. Das gleiche

Fig. 42. Antholyza aethiopica: Diagramm bei medianer Dorsiventralität.

gilt für die oberste Blüte von Gladiolus gandavensis hybr. bei dem Versuch mit gekappter Ähre.

Beim Inversversuch von Antholyza trat entsprechend die Oberlippe auf der neuen (= physikalischen) Oberseite auf, doch war sie bei vielen Blüten kürzer als normal, oft nur wenig länger als die übrigen Perigon-

zipfel. Die Filamente waren häufig innerhalb der Kronröhre geknickt und erschienen dadurch verkürzt. Diese Hemmungen hängen wohl mit dem Engerwerden der Perigonröhre bei mangelhafter Ausbildung des Labellums zusammen, wie auch die vollständig radiären Blüten zeigen. Schon bei der normalen Infloreszenz führt der Kronröhrenstiel während und nach der Anthese Drehungen aus; diese traten bei den inversen Pflanzen besonders deutlich auf. Doch sei hier eigens betont, daß nicht etwa durch solche Torsionen die Oberlippe in die bereits geschilderte Lage gebracht wird. Die Fruchtknoten sind ähnlich wie bei Tritonia crocosmaeflora negativ geotropisch. Die Blüten streben deutlich, von der steil abwärts in eine steil aufwärts gerichtete Lage zu kommen, d. h. sie krümmen sich so lange, bis ihre Oberlippe die normale Orientierung zur Schwerkraft erreicht.

Am Klinostaten waren von 15 Blüten sämtliche radiär geworden (Fig. 40). Eine große Anzahl hatte wohlausgebildete Filamente in gleichfalls radiärer Stellung, in anderen Fällen waren sie geknickt und nur teilweise aus der Kronröhre hervorgekommen. Die drei Abschnitte des inneren Perigons waren vollständig gleichgestaltet, indem an Stelle der Oberlippe ein normaler kleiner Perigonzipfel auftrat. Die ganze Blüte hatte, von dem roten Kronröhrenstiel abgesehen, eine einheitlich gelbgrüne Färbung. Die Filamente waren gleichlang, die Antheren extrors nach drei Seiten divergierend. Der geotropisch durch veränderte Form und Farbe reagierende Teil ist bei Antholyza im Gegensatz zu allen bisherigen Formen jeweils der Teil des inneren Perigons, der am höchsten liegt, d. h. bei aufrechter Achse Abschnitt 6, bei Inversstellung 2 oder 4, bei der normalen Stellung 4. Es sind also deutlich alle Teile des inneren Perigons zur Bildung des Labellums befähigt, es kommt nur darauf an, welcher am höchsten liegt. Während aber beim radiären Gladiolus paluster gleichzeitig mit einer Unterdrückung der charakteristischen farbigen Zeichnung eine starke Vergrößerung der betreffenden Perigonabschnitte einhergeht, wird hier sowohl Färbung wie Blattfläche des Labellums spurlos unterdrückt.

Allen untersuchten Gattungen der Ixioideen ist also gemeinsam, daß durch entsprechende experimentelle Beeinflussung sowohl die ursprünglich zweizeilige Anordnung als auch die radiäre Anlage der Blüten beibehalten wird. Erforderlich ist, daß die Infloreszenzachse gespannt bleibt und dadurch an jeglicher Krümmung sowie Internodiendrehung verhindert und daß ferner eine einseitige Einwirkung der Schwerkraft ausgeschaltet wird.

Welche Tatsachen bedingen nun in der Natur, daß diese beiden Forderungen nicht erfüllt werden, oder mit anderen Worten, welche Veränderungen treten in den letzten Entwicklungsstadien der bis dahin völlig radiären Infloreszenz auf, daß die Pflanze für geotropische Reizung derart empfänglich und demzufolge dorsiventral wird? Vergegenwärtigt man sich die Entfaltungsvorgänge dieser Infloreszenzen, so ist folgendes festzustellen. Bald nach dem Verlassen der Hochblattscheide beginnt die Infloreszenzachse mit den bis dahin noch völlig radiären Blüten sich nach einer Seite zu krümmen. Achse und Blüte gelangen dadurch in eine zur Vertikalen geneigte Lage und damit in die Reizlage, in der sie den geotropischen Reiz perzipieren, der einerseits die Internodiendrehung, andererseits die dorsiventrale Ausbildung der Blüten und damit auch deren Orientierungsbewegungen auslöst. Die Entscheidung, ob diese Entfaltungskrümmung lediglich aus inneren Ursachen erfolgt oder durch Außenfaktoren induziert wird, müßte erbracht werden, wenn man die junge Pflanze sich am Klinostaten entfalten läßt. Die Blütenstandsachsen, die sehr rasch wachsen, sind jedoch im Verhältnis zu ihrer Länge zu schwach und zu biegsam, als daß sie horizontal in der Verlängerung der Klinostatenachse verblieben und aus dieser Lage dann ihre Krümmung ausführten. Sie hängen sehr bald herunter und können daher niemals exakte Ergebnisse liefern. Daß auch mechanische Verhältnisse im Sinne einer passiven Krümmung der Blütenstandsachsen eine Rolle spielen, lehren die Gandavensis-Hybriden mit besonders kräftigen Infloreszenzachsen, die ihre vertikale Stellung dauernd beibehalten und keinerlei Internodiendrehung ausführen. Sehr anschaulich werden diese Vorgänge bei Antholyza aethiopica. Goebel (1928) weist bereits auf einen Zusammenhang hin zwischen der Dorsiventralität der

Fig. 43. Antholyza aethiopica: Entfaltungskrümmung eines jungen Blütenstandes.

Blüten und des Blütenstandes, der eine nach abwärts gerichtete Entfaltungsbewegung ausführe. Auf Fig. 43 haben die zwei untersten Blüten bereits ihre endgültige Lage erreicht. Die Blüten beider Zeilen sind deutlich untereinander parallel, da die Torsionen des Kronröhrenstieles erst später einsetzen zur Zeit der Befruchtung. Das Labellum ist bei den beiden untersten Blüten zwar schon deutlich erkennbar, jedoch ebenso wie die Staubblätter noch nicht ausgewachsen. Bei den folgenden vier Blüten sind noch alle Perigonabschnitte gleich lang, doch hat die Färbung des zur Oberlippe bestimmten bereits eingesetzt. Die nächsten drei Blüten lösen sich eben aus dem Verband des restlichen abwärts hängenden Ährenteiles los und sind noch undifferenziert. Auch kann hier deutlich der bereits wieder gerade gestreckte und der noch stark überhängende Teil der Blütenstandsachse unterschieden werden.

Zum Vergleich mit den besprochenen dorsiventralen Vertretern der Ixioideen sei die Gattung Ixia herangezogen, bei der allein durchgehends radiäre oder nur schwach dorsiventrale Blüten auftreten. Bei der untersuchten Ixia hybrida Ker. Gawl. lagen die vollständig radiären mit langer dünner Perigonröhre versehenen Blüten genau in zwei um 180° voneinander divergierenden Zeilen, die Infloreszenzachse war und blieb straff aufgerichtet, jegliche Internodiendrehung fehlte. Das bestätigt abermals den engen Zusammenhang zwischen der Dorsiventralität der Blüten und der Krümmung der Blütenstandsachse und zeigt ferner, daß die Ixioideen im Laufe der Entwicklung verschiedene Wege gegangen sind.

---

## 3. Abschnitt.

## Der Embryosack der Iridaceen.

Die Entwicklung des Embryosackes der Iridaceen verläuft, soweit aus der Literatur bekannt, vollkommen normal. Beim Befruchtungsvorgang können jedoch nach den Angaben von Dodel Anomalien auftreten. So beobachtete er u. a. die Befruchtung einer Synergide durch einen Pollenschlauch, während gleichzeitig die Eizelle durch einen anderen Pollenschlauch befruchtet wurde. Zweimal fand er drei Embryonen innerhalb eines Embryosackes, d. h. zwei Synergiden- und einen Eiembryo. Er schließt daraus, daß hier die Synergiden nicht selten noch Eizellencharakter haben. Es war von Interesse, festzustellen, ob diese Annahme für die Gattung Iris im allgemeinen und fernerhin für die Familie der

Iridaceen überhaupt Geltung hat, d. h. ob Polyembryonie eine regelmäßige Erscheinung ist. Außer der physiologischen Ähnlichkeit von Eizelle und Synergiden konnte sich vielleicht auch eine morphologische in Form und Plasmastruktur ergeben. Ferner war zu ermitteln, ob die für verschiedene Arten der Gattung Iris, Crocus, Gladiolus bekannten großen Synergiden — es sei hinzugefügt auch die großen Eizellen — ein allgemeines Familienmerkmal darstellen und ferner, welche Rolle sie bei der Befruchtung spielen.

Die Fixierung bereitete Schwierigkeiten, da die einzelnen Teile der Samenanlagen sich gegenüber ein und demselben Gemisch ungleich verhielten. Bei gut fixiertem inneren Integument zeigten sich häufig die Zellen des Eiapparates geschrumpft und umgekehrt waren bei gut erhaltenem Eiapparat die Zellen beider Integumente stark plasmolysiert. Das hängt sicher auch damit zusammen, daß die Epidermis der Samenanlagen stark kutinisiert ist, daß ferner äußeres und inneres Integument nach außen und innen je eine Kutikula haben. Die einzige Stelle, wo das Fixiermittel sofort eindringen kann, ist die Mikropyle. Diese ist aber in der Zeit der Befruchtung durch den Pollenschlauch gesperrt. Demnächst am leichtesten kann es von der Chalaza her eindringen, wo nur eine kutikularisierte Zellschicht (die Epidermis der Samenanlage) zu passieren war, weshalb denn auch häufig Nucellus und Antipoden sehr gut erhalten sind, der durch die große Zellsaftvakuole des Embryosacks von ihnen getrennte Eiapparat dagegen nicht. Jugendliche Samenanlagen, wo die Embryosackvakuole noch klein oder befruchtete, wo bereits Endosperm vorhanden ist, werden deshalb stets besser fixiert. Gerade die Stadien zwischen der Entleerung des Pollenschlauchs und der vollzogenen doppelten Befruchtung lieferten häufig unklare Bilder. Sawyer gibt an, daß Schnitte durch Iris-Samenanlagen vom achtkernigen Embryosackstadium bis zum Auftreten des Endospermgewebes schwierig zu behandeln sind und führt dies auf die loslösende Einwirkung des Wassers und die Spannung zwischen Alkohol und Wasser in der auf- und absteigenden Reihe zurück. Von den angewandten Fixierungsgemischen (Gilson, Juel, Hofker, Carnoy, Benda, Zenker, Flemming stark und schwach) erwies sich das Gilsonsche als am geeignetsten. In einigen Fällen, wo die Samenanlagen klein und die Mikropyle verhältnismäßig kurz war, fixierte Flemming stark sehr gut, zumal was die Zellen des Eiapparates anlangt. Die Inhalte der Integument- und Nucelluszellen dagegen waren infolge mangelhafter Durchdringung geschrumpft. Der Nachteil von Flemming stark gegenüber Gilson beruht darin, daß es zu langsam eindringt, obwohl es an sich für Zellen

mit einer so dünnen Membran wie die Zellen des Embryosacks sehr geeignet wäre.

Als Material für die Untersuchung des Befruchtungsvorganges diente im großen Umfang Iris sibirica L., sowohl Pflanzen des hiesigen Botanischen Gartens als insbesondere auch von den oberbayerischen Seen. Von den übrigen Iris-Spezies waren ferner brauchbar Iris pumila L., chamaeiris Bertol., Bulleyana Dykes, caroliniana S. Wats, humilis M. B., speciosa Forr., während die Mehrzahl, besonders Iris germanica L., pallida Lam., squalens, florentina L., sambucina L., niemals Frucht ansetzten, trotzdem künstliche oder natürliche Bestäubung stattgefunden hatte. Ferner wurden in zahlreichen Schnitten die Samenanlagen einiger Herbstcrocus untersucht, die sich durch besonders große und gut entwickelte Synergiden und Eizellen auszeichneten und sich besser fixieren ließen als die von Crocus vernus. Crocus zonatus Gay und speciosus M. B., auch hiemalis Boiss. und sativus L. wurden herangezogen. Von den Vertretern der Ixioideen gelangten neben den Samenanlagen der vielerlei Gladiolus-Hybriden besonders die von Gladiolus paluster zur Untersuchung, der im hiesigen Botanischen Garten sehr reich fruktifizierte. Teils wurden einzeln fixierte Samenanlagen geschnitten, teils Längs- und Querschnitte durch den Fruchtknoten gemacht nach Entfernung der Fruchtknotenwand, je nachdem die anatropen Samenanlagen mit ihrer Längsachse schräg oder horizontal standen. Soweit die Pflanzen natürlich bestäubt worden waren, wurden Fruchtknoten solcher Blüten fixiert, wo das Perigon bereits verwelkte oder eben abgefallen war. Bei Iris sibirica, wo künstliche Bestäubung möglich war, fanden sich die Pollenschläuche an den jungen Samenanlagen durchschnittlich 3 Tage später (vgl. auch die Angaben von Sawyer). Die Samenanlagen wurden zu allen Tageszeiten fixiert, bei Crocus zonatus auch einmal die Nacht über in Abständen von $1^1/_2$ Stunden, falls bestimmte Befruchtungsstadien auf diese Zeit fallen sollten.

Die Iridaceen haben, wie schon mehrfach beschrieben, ein vielschichtiges äußeres und ein zweischichtiges inneres Integument. Letzteres bildet ausschließlich die Mikropyle, wird hier mehrschichtig und ragt mehr oder weniger stark über das äußere Integument heraus. Erst nach der Befruchtung wird es von diesem überwuchert.

Im fertigen Embryosack der Crocus-Arten erscheint der Nucellus stark zurückgedrängt, sodaß der Embryosack ihn an Länge meist übertrifft. Der Embryosack (Fig. 44) stellt eine einzige große Vakuole dar, die lediglich von einem axilen Plasmastrang durchzogen ist, der Ei-

apparat und Antipoden verbindet. Die Synergiden ragen mit ihrem halsförmig verlängerten Ende ein Stück weit in die Mikropyle hinein, was besonders deutlich bei Crocus zonatus zu sehen war. Wegen ihres großen Eiapparates schien gerade die Gattung Crocus für die Beobachtung des Befruchtungsvorganges geeignet. Die Bilder von Crocus vernus, den ich an Hand eines reichen im Warmhaus gezogenen Materials untersuchte, zeigten nicht die erwünschte Klarheit, was insofern bedauerlich war, als gerade hier mit Hilfe künstlicher Bestäubung der richtige Augenblick für die Fixierung viel leichter festgehalten werden konnte als bei den natürlich bestäubten Freilandpflanzen. Daher wurde dann hauptsächlich Crocus zonatus verwendet, der durchweg befriedigende Präparate lieferte. Über die Dauer des Wachstums des Pollenschlauches bei Crocus vernus berichten ausführlich die Untersuchungen von Hofmeister (1858) und Schacht (1858 c). Beide Autoren befassen sich ausführlich mit Entwicklung, Bau und Befruchtung des Embryosackes, Hofmeister im besonderen noch mit der Entstehung des Embryos. Beide beobachteten niemals ein Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack oder eines der „Keimbläschen". Nach Schacht werden beide Keimbläschen befruchtet, denn beide erhalten eine feste Membran, jedoch entwickelt sich nur das eine weiter. Hofmeister dagegen betont, daß sie oft schon sehr lange vor der Befruchtung eine feste Zellhaut haben. Nach meinen Beobachtungen ist vor bis kurz nach der Befruchtung eine kräftige mit Säurefuchsin oder Lichtgrün deutlich färbbare Plasmahaut vorhanden, eine ausgesprochene Zellmembran aber, wie bei den vegetativen Zellen, fand ich erst beim zwei- und mehrkernigen Embryo. Doch wäre dieser Befund noch durch mikrochemische Untersuchungen zu stützen.

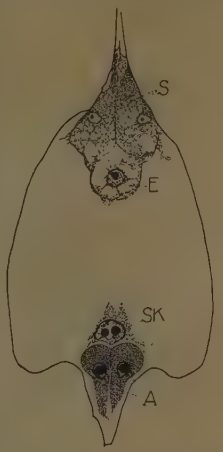



Fig. 44. Crocus zonatus, Embryosack: $S$ = Synergiden, $E$ = Eizelle, $SK$ = sekundärer Embryosackkern, $A$ = Antipoden, die 3. Antipode auf einem anderen Schnitt. Vergr. 450fach.

Die Rolle der Synergiden bei der Befruchtung im allgemeinen wird in neuerer Zeit dahin gedeutet, daß der Pollenschlauch seinen Inhalt in eine der beiden ergießt, worauf diese zugrunde geht, oder der Pollenschlauchinhalt tritt lediglich an der Oberfläche der Synergide aus, ohne daß diese zugrunde geht, oder aber er dringt ohne Beteiligung der Synergide direkt in den Embryosack ein. Hofmeister (1861) gibt be-

reits an, daß der Inhalt des „zum Fehlschlagen bestimmten Keimbläschens“ sich verändert, nach seiner Angabe auch oft schon vor der Befruchtung. An dem mir zur Verfügung stehenden Material beobachtete ich jedoch niemals, daß die eine der Synergiden schon vor der Befruchtung zugrunde ging. Auf allen Schnitten, wo der Pollenschlauch bereits am Eiapparat angekommen war und seinen Inhalt entleert hatte, war die zweite Synergide regelmäßig stark verfärbt und oft bereits zu einer strukturlosen Masse zusammengesunken (Fig. 45), nur in einigen Fällen (Fig. 46) konnte man sie trotz der Verfärbung noch deutlich erkennen. Dagegen zeigten alle Objekte, wo der Pollenschlauch noch nicht in die Mikropyle eingedrungen war, stets beide Synergiden wohl erhalten (Fig. 44).

Fig. 45. Crocus zonatus: Eizelle kurz vor der Befruchtung, die Zellen des Eiapparates liegen hintereinander, zuunterst die Synergide $S_1$, darüber die Eizelle $E$, darüber die zerstörte Synergide $S_2$, $P$ = Pollenschlauch, $G$ = generativer Kern. Vergr. 810fach.

Die Polkernbefruchtung eilt bei Crocus wie bei den Iridaceen überhaupt fast stets der Eibefruchtung voran. Endosperm tritt bereits zu einer Zeit auf, wo entweder der generative Kern noch gar nicht in die Eizelle eingedrungen oder eben erst die Zygote entstanden ist. Hofmeister (1858) hingegen gibt für Crocus vernus an, daß Endospermbildung erst auftritt mit dem Mehrzelligwerden des Embryos. Die befruchtete Eizelle ist daran zu erkennen, daß ihr Kern zwei Nukleolen hat, während vor der Befruchtung stets nur ein Nukleolus vorhanden ist. Ferner liegt der Zygotenkern näher am Scheitel der Eizelle als der unbefruchtete Eikern. Daß in den Zygoten — ebenso bei der Verschmelzung der beiden Polkerne — Nukleolen in der Anzahl der verschmolzenen Komponenten auftreten, ist auch sonst eine bekannte Erscheinung. Leider gelang es mir nicht, ein sicheres Bild des generativen Kernes zu bekommen. Nur in einem Schnitt von Crocus zonatus (Fig. 45) war deutlich innerhalb des grüngefärbten, der Eizelle anliegen-

den Pollenschlauchinhaltes ein schwarzer S-förmiger Körper von körniger Struktur zu erkennen, den man als den zweiten generativen Kern ansprechen kann. Fig. 45 — zusammengesetzt aus drei übereinanderliegenden Schnitten — zeigt zu unterst die erhaltene Synergide, darauffolgend den Pollenschlauch in der Mikropyle und zu oberst die Eizelle und die zerstörte Synergide, zwischen beiden letzteren die erwähnte grüne Inhaltsmasse mit dem S-förmigen Körper. Die zerstörte Synergide erkennt man an der starken Hämatoxylinspeicherung, wohl veranlaßt durch die chemische Veränderung des Protoplasmas infolge des durch sie hindurch oder an ihr vorbeigegangenen Pollenschlauchinhaltes. Der Teil desselben, in dem die generativen Kerne eingebettet waren und durch dessen Plasmaströmung sie auch voraussichtlich bewegt werden, war je nach der Nachfärbung mit Säurefuchsin oder Lichtgrün rein rot oder grün gefärbt. Der Pollenschlauch dringt offenbar nur so weit in den Embryosack ein als nötig ist, um seinen Inhalt zu ergießen. Die dem Pollenschlauch zunächst liegende Synergide (Fig. 45) wurde bei der Entleerung zerstört. Weder hier noch an sämtlichen anderen untersuchten Schnitten sah ich jemals eine Öffnung an der Pollenschlauchspitze, während Hofmeister (1858) bei Crocus nicht selten Tüpfel fand. Schacht (1858a) hat bei einer anderen Iridacee, Watsonia, einen Tüpfel am Pollenschlauchende beobachtet. In Fig. 46 ist die zweite Synergide bei dem Erguß des Pollenschlauchinhaltes nicht so stark in Mitleidenschaft gezogen worden. Der Nukleolus des Synergidenkernes ist noch erhalten, das Plasma ist zwar auch intensiv dunkel gefärbt, läßt aber noch teilweise seine Struktur erkennen. Vielleicht handelt es sich hier um einen Fall, wo der Pollenschlauchinhalt lediglich an der Oberfläche der Synergide vorbeigewandert ist. Endospermkerne als Wandbelag sind bereits vorhanden, die Eizelle ist befruchtet. Mit der intensiven Hämatoxylinspeicherung der Synergide hängt auch zusammen, daß es nicht gelingt, die generativen Kerne innerhalb oder an der Ober-

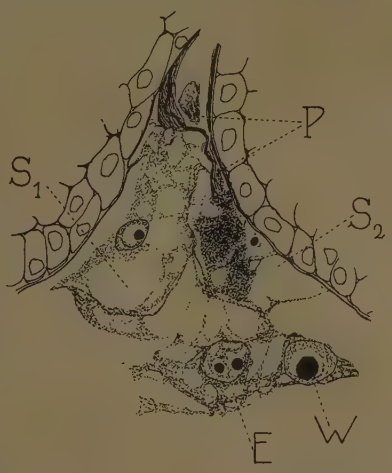



Fig. 46. Crocus zonatus: Befruchtete Eizelle, die Synergiden nebeneinander, $W$ = Kern des endospermalen Wandbelages.

fläche derselben zu beobachten, was für die Entscheidung ihrer Aufgabe bei der Befruchtung erforderlich wäre. Soweit mir aus der Literatur bekannt, ist gerade dieser Augenblick auch anderwärts noch nicht mit Sicherheit beobachtet und festgehalten worden. Die Reste der zerstörten Synergide verschwinden sehr bald, oft waren ihre Spuren bereits nach Verschmelzung von Ei- und Spermakern schon nicht mehr vorhanden, während die andere Synergide längere Zeit erhalten bleibt und häufig noch neben einem mehrkernigen Proembryo zu finden ist. Weitaus am längsten bleibt jedoch der Pollenschlauch in der Mikropyle erhalten, wahrscheinlich wegen der Widerstandsfähigkeit seiner derben Membran.

Gelegentlich der Untersuchung der Befruchtungsvorgänge bei Crocus machte ich an den übrigen Bestandteilen des Embryosackes folgende Beobachtungen. Die Antipoden sitzen in dem dem Nucellus keilförmig eingesenkten basalen Ende des Embryosackes. Im reifen Embryosack, z. B. von Crocus zonatus, sind sie beträchtlich kleiner als die Zellen des Eiapparates (Fig. 44), bei anderen Spezies, wie Crocus susianus Ker., größer. Bei Crocus zonatus fand ich keine Vergrößerung der Antipoden nach der Befruchtung, wie Hofmeister (1849) für Crocus vernus angibt. An einem Längsschnitt durch einen Fruchtknoten von C. susianus beobachtete ich Vermehrung der Antipoden derart, daß statt der normal vorkommenden drei Antipoden sechs auftraten. Die eine benachbarte Samenanlage besaß demgegenüber nur drei, jedoch stark hypertrophierte Antipoden. Die Größe der normalen Antipoden liegt in der Mitte zwischen beiden. Die Samenanlagen waren noch nicht befruchtet. Hier kommen also innerhalb ein und desselben Fruchtknotens einer Spezies beide sonst nur vikariierend auftretenden Erscheinungen, nämlich Hypertrophie und Vermehrung der Antipoden, gleichzeitig vor. Es ist eben von Anfang an eine Förderung der Antipoden vorhanden, die sich in zwei verschiedenen Richtungen äußern kann. Antipodenvermehrung fand ich außerdem auch einmal bei Crocus albiflorus Kit. Eine merkwürdige Vermehrung der Antipoden beobachtete Schacht (1858 c) bei Crocus vernus. Hier heißt es: „Ein Fruchtknoten enthielt neben wenigen befruchteten Samenknospen zahlreiche unbefruchtete, deren Embryosack im unteren Teil wahrscheinlich durch Zellenbildung in den Gegenfüßlern mit einem dichten Gewebe angefüllt war, welches sogar in einem Falle bis zum Knospenmunde hinaufreichte". Hier wäre noch eine Beobachtung an Crocus sativus L. anzuschließen, die vielleicht als eine Parallelerscheinung zu der eben erwähnten von C. vernus zu betrachten ist. Die Samenanlagen von C. sativus werden bekanntlich aus Gründen der mit Selbststerilität verbundenen Klonennatur der Crocusbestände, wie

Himmelbaur (1926) nachgewiesen hat, niemals befruchtet. Bei Schnitten durch einen Fruchtknoten, dessen Samenanlagen vollkommen normal ausgebildet waren und sämtliche Teile des Embryosackes enthielten, fand sich eine Samenanlage mit starker Kernvermehrung innerhalb des Embryosackes (Fig. 47). Daß sie nicht von den Antipoden herrührte, ging daraus hervor, daß diese in der normalen Ausbildung und Lage vorhanden waren. Die Kerne glichen in ihrem Bau völlig den Polkernen der übrigen normalen Samenanlagen, sodaß anzunehmen ist, daß der Kernkomplex — Zellwände sind nicht ausgebildet — eine Art Endosperm darstellt, das also ohne den auslösenden Reiz eines Spermakernes zustande gekommen wäre. Zwischen Eiapparat und Antipoden befindet sich ein Plasmastrang, in dem an irgendeiner Stelle — das wechselt oft innerhalb eines Fruchtknotens — der sekundäre Embryosackkern eingebettet ist. Meist liegt er dicht über den Antipoden (Fig. 44), oft in der Mitte und zuweilen auch unter der Eizelle, bei C. sativus in der Regel in der Mitte.

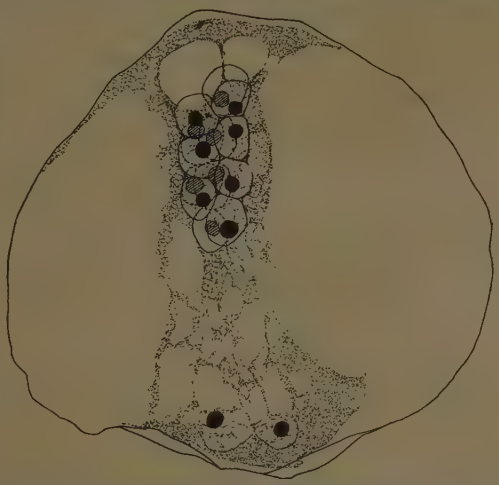


Fig. 47. Crocus sativus. Freie Kernbildung im unbefruchteten Embryosack, die Kerne der tiefer gelegenen Schnitte schraffiert und gestrichelt, 2 Kerne an der basalen Wand des Embryosackes in Auflösung, die Antipoden auf einem anderen Schnitt. Vergr. 450fach

Vom Eiapparat war an der betreffenden Samenanlage nichts zu sehen, was immerhin gegenüber den benachbarten auffällt. Auch Schacht fand nur selten Spuren der sogenannten Keimkörperchen. Vielleicht ist aber der Eiapparat schon zugrunde gegangen oder durch ungünstige Schnittrichtung nicht mehr erkennbar. Dieser Einzelfall läßt aber noch keine Verallgemeinerung zu und insofern bleibt es zunächst bei einer reinen Annahme, wenn man diese Erscheinung freier Kernbildung im Embryosack von C. sativus in Zusammenhang bringt mit dem Ausbleiben der Befruchtung. Bei C. vernus trat die erwähnte Gewebebildung nur bei unbefruchteten Samenanlagen auf. C. vernus scheint

sich auch sonst durch Anomalien auszuzeichnen; so fand Hofmeister (1858) mißgebildete Embryonen und abnorme Pollenschläuche, die bis tief in den Embryosack eingedrungen waren. Die von mir beobachteten Embryonen der verschiedenen Crocus-Arten waren alle normal und stets nur in Einzahl vorhanden.

Bei der Untersuchung des Befruchtungsvorganges in der Gattung Iris wurde Iris sibirica L. bevorzugt, weil hier der Vergleich mit wilden, durch keinerlei Kultur beeinflußten Samenanlagen möglich war, namentlich aber um die Entstehung der von Dodel beobachteten Polyembryonie näher zu untersuchen. Bei Eintritt der Befruchtung verfärbt sich die eine der Synergiden ähnlich stark wie bei Crocus, nur sind ihre Umrisse meist noch deutlicher zu erkennen, auch bleibt sie länger erhalten (Fig. 48). Nach Verschmelzung des Eikernes mit dem Spermakern gelangt der Zygotenkern bis dicht an das apikale Ende der Eizelle, wodurch sich besonders bei Iris die befruchtete Eizelle von der unbefruchteten deutlich unterscheidet. In manchen Fällen zeigt sich die starke Hämatoxylinfärbung nur an der Oberfläche der Synergide. So ist bei Fig. 48 das Plasma der betroffenen Synergide nur zum Teil verändert, auf dem nächstfolgenden, hier nicht wiedergegebenen Schnitt sieht man noch ihren Kern in beginnender Auflösung. Die Polkernbefruchtung vollzieht sich analog Crocus vor der Eibefruchtung, sodaß Endosperm regelmäßig vor der ersten Teilung des jungen Embryos angetroffen wird. Die Bemerkung Dodels, daß eine oder beide Synergiden desorganisiert sind, bevor die Eizelle befruchtet „erscheint", hängt sehr wahrscheinlich damit zusammen, daß die befruchtete Eizelle, abgesehen von der ver-

Fig. 48. Iris sibirica: Befruchtete Eizelle mit Synergiden und Pollenschlauch, darüber die Nucelluskappe. Vergr. 810fach.

änderten Lagerung ihres Kernes, sich gegenüber der unbefruchteten kaum unterscheidet. Es verstreicht eine gewisse Zeit, bis die Zygote sich zu teilen beginnt, daher wird dieses Stadium auf Schnitten sehr häufig festgehalten. Die generativen Kerne sind nach Dodel stäbchenförmig, nehmen aber nach dem Eindringen in die Eizelle oder in den sekundären Embryosackkern rundliche Gestalt an, sodaß sie völlig den Kernen gleichen, mit denen sie verschmelzen. Leider bringt Dodel keinerlei Abbildung von diesem Vorgang bis zum Eindringen in die Eizelle. Auch in der Arbeit von Sawyer sind generative Kerne, die die erwähnte rundliche Form besitzen, nur innerhalb der Eizelle und des sekundären Embryosackkernes abgebildet, niemals jedoch frei im Embryosack oder innerhalb der in diesen entleerten Pollenschlauchinhaltsmasse oder innerhalb einer Synergide. Von einer Beteiligung der Synergiden bei der Befruchtung erwähnt Dodel nichts. Häufig dringen mehrere Pollenschläuche in eine Samenanlage ein, und vielfach verzweigt sich der Pollenschlauch beim Austritt aus der Mikropyle, wie auch Hofmeister, Dodel und Sawyer erwähnen. Er muß bei Iris noch die meist zweischichtige Nucelluskappe durchdringen, bevor er den Eiapparat erreicht. Zwischen ihr und der Basis der Mikropyle entsteht häufig eine dreieckige Kammer. Vielleicht hängt diese Gabelung des Pollenschlauches damit zusammen, daß die chemotaktische Wirkung der Synergiden durch die Nucelluskappe verhindert wird, d. h. Stoffe, die die Synergiden angeblich zur Anlockung des Pollenschlauches ausscheiden, nicht durch die darüberliegenden Zellen diffundieren können, was aber erst nachzuprüfen wäre. Polyembryonie habe ich nie beobachtet, sie scheint jedenfalls weit seltener zu sein, als Dodel annahm. Dagegen kann mitunter eine Art unechter Polyembryonie dadurch zustande kommen, daß innerhalb einer Samenanlage, in dem Falle innerhalb eines gemeinsamen äußeren Integumentes, zwei Nucelli mit je einem inneren Integument auftreten, die befruchtungsfähige Eizellen haben. Die Antipoden von Iris sibirica sind klein, sie sitzen in dem engen Basalteil des Embryosackes, die dritte meist etwas tiefer als die beiden anderen auf gleicher Höhe befindlichen. Im Gegensatz zu Crocus wird niemals ein Antipodensockel ausgebildet, die Antipoden bleiben bis zu ihrem Zugrundegehen an der tiefsten Stelle des Nucellus. Dieser selbst weist keine Gewebedifferenzierung auf nach Art einer Hypostase, wie sie für Crocus so charakteristisch ist. Die Antipoden sind an der Resorption des Nucellusgewebes nicht beteiligt, diese wird lediglich vom Endosperm ausgeführt. Der Bau des Embryosackes der anderen untersuchten Spezies unterscheidet sich von Iris sibirica nur in unwesentlichen Punkten, wie z. B.

den Größenausmaßen. Da sie aber nicht mit der gleichen Ausführlichkeit untersucht werden konnten wie Iris sibirica, muß dahingestellt bleiben, ob nicht da und dort Abweichungen von den normalen Verhältnissen vorkommen. Bei Iris chamaeiris Bertol. fand ich einmal Antipodenvermehrung. An dem betreffenden Objekt hatte jedoch Befruchtung stattgefunden, und zwar offenbar Ei- und Polkernbefruchtung ziemlich gleichzeitig.

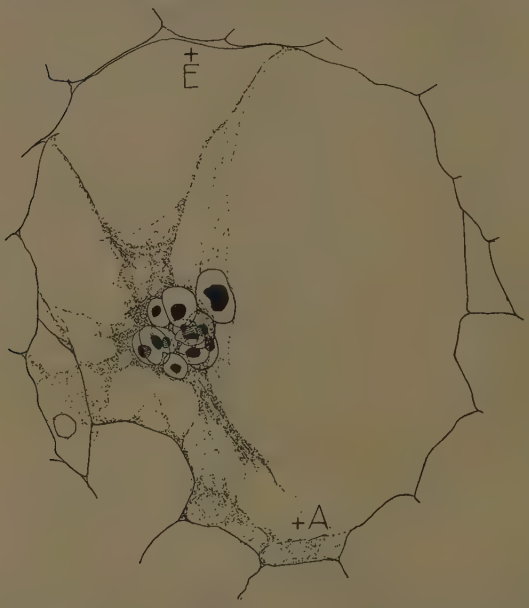



Fig. 49. Belamcanda punctata: Freie Endospermkerne vor dem Auseinanderrücken an die Wand des Embryosackes, $E$ = Lage des Embryos, $A$ = der Antipoden. Vergr. 450fach.

Große Ähnlichkeit im Bau des Nucellus mit Iris zeigte Belamcanda punctata Moench. Der Nucellus ist bei der befruchtungsfähigen Samenanlage auch hier nirgends völlig vom Embryosack verdrängt; an dessen Scheitel bildet er ebenfalls eine Kappe aus 1—2 Zellreihen, die häufig von dem inneren Ausgang der Mikropyle durch den erwähnten Zwischenraum getrennt sind. Der Pollenschlauch zeigt ebenfalls Neigung zu Verästelung und Anschwellung vor dem Eindringen in die Nucelluskappe. Der Embryosack selbst reicht etwas tiefer in den Nucellus herab als bei Iris; an der tiefsten Stelle sitzen die kleinen Antipoden. In einem Falle war im Stadium des dreizelligen Proembryos noch kein Endosperm vorhanden. Die beiden Polkerne waren noch nicht verschmolzen, ob der eine davon vorher mit dem generativen Kern sich bereits vereinigt hatte, ließ sich nicht feststellen. In der Regel war in den befruchteten Samenanlagen ein wohlausgebildetes Endosperm vorhanden. Daß aber bei Belamcanda punctata immerhin die Tendenz zu verzögerter Endospermbildung besteht, zeigt die Beobachtung der allerersten Polkernteilungsstadien — ehe noch der übliche

Wandbelag auftritt — zu einer Zeit, wo schon ein zweizelliger Proembryo vorhanden war (Fig. 49). Ein Haufe von dicht nebeneinanderliegenden scharf abgegrenzten ungleich großen Kernen mit je einem Nukleolus liegt hier etwas seitlich gegen die eine Wand verschoben in der unteren Hälfte des Embryosackes. Längs der Plasmastränge, die sich nach der Mikropylen- und Antipodenregion erstrecken, werden die Kerne aus dem Zentrum an die Embryosackwand wandern, um den endospermalen Wandbelag zu bilden. Die drei Antipoden sind noch vorhanden. Bei keinem anderen Objekt fand ich ein derartiges Zwischenstadium zwischen dem befruchteten sekundären Embryosackkern und dem fertigen Wandbelag. Denn die Teilung des sekundären Embryosackkernes sowie die Verteilung der freien Kerne im Plasma des Wandbelages geht gewöhnlich, so auch bei allen übrigen Iridaceen, äußerst rasch vor sich, sodaß wohl nur die Verzögerung dieses Vorganges bei Belamcanda gestattete, gerade diesen Augenblick festzuhalten.

Bei Libertia grandiflora Sweet ist die Nucelluskappe am Scheitel des kleinen Embryosackes regelmäßig aus zwei Zellschichten außergewöhnlich großer oft radial gestreckter Zellen aufgebaut. Der Eiapparat zeigt keine Besonderheiten, ist hier aber, wie auch bei der mit Libertia im Bau der Samenanlagen eng übereinstimmenden Aristea cyanea Ait. entsprechend der Kleinheit des Embryosackes verhältnismäßig klein.

Tigridia Pavonia Ker. Gawl. hat einen sehr schmalen, langgestreckten Embryosack, der im Gegensatz zu Iris und Belamcanda am Eiapparat schmäler ist als in der Antipodenregion. Der Nucellus ist an den Flanken des Embryosackes völlig an die Wand, d. h. an das innere Integument gedrückt und nur an langgezogenen schmalen Zellresten noch zu erkennen, während am Scheitel eine deutliche Nucelluskappe mit wohlausgebildeten großen Zellen vorhanden ist. Eizelle und Synergiden sind außergewöhnlich groß und plasmareich, die Polkerne und Antipoden ihnen gegenüber klein. Der ebenfalls besonders stark entwickelte Pollenschlauch erweitert sich nach Durchdringen der Nucelluskappe kegelförmig und dringt sogar noch ein Stück weit in den Embryosack ein.

Das Extrem großer Kerne im Embryosack im Verhältnis zu dessen Größe fand ich bei Sisyrinchium anceps Cav. Eizelle und Synergiden, ihnen voraus aber der Polkern, sind so groß, daß sie die jungen, noch nicht ganz ausgewachsenen Embryosäcke nahezu ausfüllen. Antipoden waren merkwürdigerweise keine vorhanden, doch würde die Untersuchung jüngeren zur Zeit noch nicht geschnittenen Materials über ihren Verbleib sicher Aufschluß geben. Am meisten überrascht aber, daß in den

winzigen Samenanlagen mit wenigzelligem innerem und äußerem Integument auch schon vor der Befruchtung überhaupt kein Nucellus mehr vorhanden ist (Fig. 50). Demzufolge fehlt auch die sonst für die Iridoideen charakteristische Nucelluskappe. Der umgekehrt eiförmige Embryosack reicht mit seiner basalen Spitze bis in die Chalaza hinein, d. h. zwischen die Ursprungsstellen der Integumente. Die Untersuchung der jüngsten Entwicklungsstadien dieser Samenanlagen ist daher sehr wünschenswert. Möglicherweise liegt hier eine Reduktion vom normal achtkernigen zum vierkernigen Embryosack vor. Mit diesem Mangel an Nucellus, d. h. Nährgewebe, und dem durchgehenden Fehlen der Antipoden hängt sehr wahrscheinlich die riesige Ausbildung des Polkernes zusammen, der sofort für die Ernährung des jungen Embryos sorgen muß. Er bildet gleich nach seiner Befruchtung reichliches Endosperm, das frühzeitiger zellulär wird als bei den übrigen untersuchten Iridaceen.

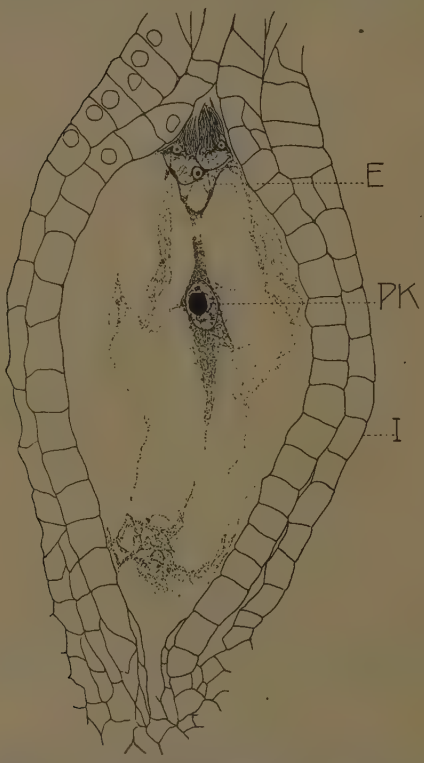



Fig. 50. Sisyrinchium anceps: Embryosack mit innerem Integument = *I*, Eiapparat = *E* und Polkern = *PK*. Vergr. 450 fach.

Die Vertreter der Ixioideen haben einen größeren Embryosack als die Iridoideen. Das Nucellusgewebe ist in der reifen Samenanlage im mikropylaren Teil vollständig und an den Flanken bis auf geringe Reste verdrängt, die Verhältnisse liegen also ähnlich wie bei Crocus. Durch asymmetrisches Wachstum des Embryosackes erscheinen die Antipoden samt dem Nucellussockel oft mehr oder weniger stark seitlich verschoben. Der Fadenapparat ist namentlich (Schacht, 1858 b) bei den Spezies der Gattung Gladiolus deutlich ausgeprägt und tritt besonders bei der Doppel-

färbung Hämatoxylin-Lichtgrün sehr klar hervor, indem das dichte blaugefärbte Plasma des apikalen birnförmigen Synergidenkörpers sich scharf von den rein grün gefärbten Strängen des Halsteiles abhebt. Bei einer Synergide von Gladiolus paluster war auch am Halsteil stückweise Hämatoxylin gespeichert, was sicher mit der durch die Befruchtung bewirkten chemischen Veränderung in Zusammenhang steht. Denn auch bei den Ixioideen trat in den untersuchten Fällen Dunkelfärbung und Abbau der einen Synergide auf, während die andere unverändert blieb. Bei Gladiolus paluster beobachtete ich Eindringen von zwei Pollenschläuchen in die Mikropyle. Die Antipoden sind bei allen Vertretern kräftig entwickelt und hypertrophieren leicht. Endosperm und Embryo stimmen im Zeitpunkt ihres Auftretens mit dem Verhalten der übrigen Iridaceen überein. Das Nucellusgewebe ist ziemlich homogen ausgebildet, lediglich die Zellschichten unmittelbar unter den Antipoden haben verdickte Membranen und keinen Inhalt mehr. Im Nucellus der Hybriden treten häufig zerstreut und vorwiegend in der Mitte große plasmaleere Zellen mit lediglich einem großen Kern auf, die wahrscheinlich durch Verschmelzung mehrerer kleiner Zellen entstanden sind. Bei den Hybriden von Gladiolus gandavensis liegen die drei Zellen des Eiapparates in gleicher Höhe, auch in der Form unterscheiden sich die verhältnismäßig schmalen Zellen nicht voneinander, lediglich in der typischen Kern- und Plasmaverteilung. Einmal war, nach dem Auftreten zweier Nukleolen im Eikern zu schließen, Befruchtung schon erfolgt, wogegen die Polkerne noch nicht miteinander verschmolzen waren. Ähnlich wie bei Iris sibirica fand ich auch hier Zwillingssamenanlagen, d. h. zwei Nucelli mit befruchtungsfähigem Embryosack und je einem inneren Integument innerhalb eines gemeinsamen äußeren. Während bei Gladiolus paluster die Antipoden fast vollständig median dem Nucellusgewebe aufsitzen, erscheinen sie bei den Hybriden seitlich verschoben. Der Embryosack bildet auf der geförderten Seite eine tiefe Ausbuchtung in den Nucellus, in die des öfteren der sekundäre Embryosackkern hineinrutscht, sodaß dieser tiefer zu liegen kommt als die Antipoden. Das ist fast regelmäßig der Fall bei den Gattungen Ixia und Freesia. Ixia rosea hat besonders große Antipoden. An dem Embryo von Freesia refracta Klatt ist die erste von den fünf Suspensorzellen besonders groß. Während bei den übrigen Iridaceen das Endosperm lange Zeit einen einschichtigen Wandbelag bildet, ehe auch im Innern des Embryosackes freie Kernbildung auftritt, zeigt sich bei Freesia refracta eine starke Anhäufung von Endospermkernen am mikropylaren Ende, sodaß der junge Embryo allseits davon umgeben ist. Bei Tritonia reicht der Hals der Syner-

giden in der Mikropyle bis fast zu deren Mündung nach außen hinauf. Für Watsonia und Ixia hat Schacht (1858a) angegeben, daß die Synergiden sogar aus der Mikropyle hervorragen. Auch Tritonia crocosmaeflora hat gekrümmte Samenanlagen und stark exzentrische Antipoden. Eine Anhäufung von Endosperm am mikropylaren Ende beobachtete ich ferner bei Antholyza aethiopica. Die Zellen des Eiapparates sind groß, die Antipoden mächtig entwickelt, doch waren sie, sobald ein Embryo vorhanden war, merkwürdigerweise nie mehr zu finden. In einem Falle hatten diese Riesenantipoden den Nucellus fast aufgezehrt, ohne daß Befruchtung eingetreten war. Wahrscheinlich steht doch in den Fällen, wo extrem große Antipoden auftreten, ihr Zugrundegehen oder Fortbestehen mit dem Eintritt oder Ausfall der Befruchtung in Zusammenhang.

Die Krümmung der Samenanlagen bei den Ixioideen ist wohl veranlaßt durch ihre Anordnung an der Plazenta. Im Gegensatz zu den Iridoideen und Crocoideen liegen sie nicht jeweils in zwei Zeilen horizontal oder schräg parallel übereinander, ihre Ansatzstellen an der zentralwinkelständigen Plazenta sind vielmehr der Mitte der Plazentarleisten genähert, sodaß die Samenanlagen büschelig untereinander divergierend die Fruchtknotenfächer ausfüllen. Die Samenanlagen der Crocoideen sind zwar ab und zu leicht gekrümmt, der Embryosack ist fast stets durchaus symmetrisch ausgebildet.

## Zusammenfassung.

Der allen Iridaceenblütenständen zugrunde liegende theoretische, d. h. an keinem der Vertreter in allen Teilen gleichzeitig verwirklichte Bauplan ist eine Rispe, d. h. ein razemöser Blütenstand, dessen reiche Verzweigung von unten nach oben abnimmt, mit folgenden für die Familie charakteristischen Merkmalen. Die Tochterachsen erster bis n-ter Ordnung stehen in zwei um 180° divergierenden Zeilen an der relativen Abstammungsachse und tragen je an ihrem Ende in gleichfalls zweizeiliger Stellung eine größere Anzahl Seiteninfloreszenzen in Gestalt von Blütenschraubeln, die von einer Spatha umschlossen sind. Die einzelnen Blütenstandsformen der Iridaceen sind aus dieser hochdifferenzierten Rispe durch Reduktionen hervorgegangen, die in verschiedener Richtung verliefen. Einerseits wurde die Zahl der zymösen Teilinfloreszenzen der Achsen letzter Ordnung auf jeweils eine einzige, die unterste beschränkt, wobei aber die Blütenzahl innerhalb derselben erhalten blieb: Iridoideen. Andererseits wurde die Anzahl der Teilinfloreszenzen beibehalten, die Blütenzahl innerhalb derselben jedoch auf eine einzige Blüte herabgesetzt: Ixioideen. Oder es traten beide Vorgänge zusammen

auf, sowohl Verminderung der Teilinfloreszenzen auf eine einzige als Herabsetzung der Blütenzahl innerhalb derselben auf eine Blüte: Crocoideen. Als sekundäre Veränderungen kommen hinzu für die Crocoideen der Übergang von der zweizeiligen in die spiralige Blattstellung, für die Ixioideen die dorsiventrale Ausbildung der Blüten. Außerdem findet bei allen drei Unterfamilien gleichzeitig eine Reduktion der ursprünglich zahlreichen Tochterachsen statt, sodaß schließlich bei den Endgliedern der Gruppen (vgl. Iris pumila, Crocus vernus, Antholyza aethiopica) die Tochterachsen vollständig unterdrückt sind.

Die Spatha stellt eine den Infloreszenzen sämtlicher Vertreter gemeinsame Hochblatthülle dar. Sie wird gebildet aus Deckblatt und Vorblatt der nicht nur bei den Ixioideen, sondern ursprünglich auch bei den Iridoideen und Crocoideen ausschließlich vorhandenen Seiteninfloreszenzen, wie die seitlichen Spathen von Libertia und Aristea beweisen, wo noch das untere Spathablatt als Deckblatt, das obere als Vorblatt auftritt.

Die Blüte oder, falls es mehrere sind, die erste Blüte innerhalb der Spatha der Iridoideen und Crocoideen, also auch die sogenannte Gipfelblüte von Iris, ist keine echte Gipfelblüte, sondern die ursprüngliche Achselblüte des unteren Spathablattes, die erst sekundär im Zusammenhang mit der erwähnten Reduktion der seitlichen Spathen auf nur eine einzige, die unterste Spatha, und durch die völlige Unterdrückung des über dieser befindlichen Achsenteiles endständig wurde.

Die von der Spatha umgebenen Blüten der Iridoideen stellen eine Schraubel dar, deren Endblüte die erste Spathablüte ist, und die dadurch zustande kommt, daß die Blüten jeweils in der gleichen Achsel der zweikieligen Vorblätter auftreten. Die ausgesprochene Schraubelstellung setzt daher erst mit der dritten Spathablüte ein.

Das zweikielige Vorblatt der Iridaceen entspricht einem einzigen Blatt. Der Blattkiel, vor dem bei Fertilität jeweils der Achselsproß steht, ist die Blattmitte, der zweite Kiel eine sekundäre Bildung, die aber bereits entwicklungsgeschichtlich festgelegt ist. Während Blütenvorblätter bei sämtlichen Vertretern vorhanden sind, ist das Vorblatt an der Basis der Tochterachsen gerade bei den ursprünglichsten Formen (Libertia, Aristea, Romulea) nicht anzutreffen. Wie die Untersuchungen an Libertia und Aristea zeigen, ist es dem untersten Hochblatt der Tochterachsen dieser Formen homolog und durch Umbildung aus ihm entstanden. Der enge Zusammenhang der vorblattähnlichen Ausbildung des Hochblattes von Aristea mit seiner Stellung zur Hauptachse und

deren Gestaltung weist darauf hin, daß räumliche Faktoren die Vorblattgestalt wesentlich beeinflussen.

Die Dorsiventralität der Blütenstände der Ixioideen, die sich in Einseitswendigkeit und dorsiventraler Blütenausbildung äußert, wird durch folgende Faktoren bedingt.

Die zunächst aufrechte Blütenstandsachse führt nach Verlassen der Hochblattscheide eine mehr oder weniger starke Entfaltungskrümmung aus, die bei manchen Gattungen (Gladiolus, Antholyza) später wieder nahezu ausgeglichen wird, bei anderen (Freesia, Anomatheca) dauernd erhalten bleibt. Ob diese Entfaltungskrümmung auf einer inneren, also in der Pflanze von Anfang an vorhandenen Dorsiventralität beruht, oder auf einer durch äußere Faktoren induzierten, wieweit ferner der mechanische Bau der Blütenstandsachse eine Rolle spielt, ließ sich derzeit nicht einwandfrei entscheiden. Für die erste Auffassung spricht die bei Beginn meist knickartige Ausbildung der Krümmung, d. h. ihr Auftreten an einer bestimmten eng umschriebenen Stelle der jungen Infloreszenzachse, ferner die bei den Gladiolushybriden deutlich beobachtete Übereinstimmung zwischen der Blütensproß- und Knollensymmetrie. Hingegen weist das Vorhandensein an sich völlig aufrechter Infloreszenzachsen mit einem Divergenzwinkel der Blüten von 180° (Gladiolus gandavensis hybr.) in einer Gattung mit sonst einseitswendigen, geneigten auf die sekundäre Natur der Dorsiventralität der Blütenstandsachsen hin. Die Drehung der Internodien, die zusammen mit den Orientierungsbewegungen der Blüten die Einseitswendigkeit herbeiführt, kommt durch die Einwirkung der Schwerkraft auf die geneigte Blütenstandsachse zustande.

Die Dorsiventralität der Blüten wird dagegen ausschließlich durch einen Außenfaktor, die Schwerkraft, bedingt.

Eine schon in der ersten Anlage des Blütenstandes als Ganzes und der Blütenteile im einzelnen erkennbare einseitige Förderung, die mit der späteren Dorsiventralität in Zusammenhang steht, ist nicht vorhanden.

Richtende Faktoren zwischen Haupt- und Nebenachsen, die etwa die Krümmung der Blüten veranlassen würden, spielen keine Rolle, wie die Entfernung eines Teiles der Ährenachse ergab.

Licht ist nicht an der Dorsiventralität beteiligt, wie Versuche mit einseitiger Beleuchtung und Verdunkelung zeigten.

Sowohl bei Gladiolus paluster als auch bei Anomatheca cruenta und Antholyza aethiopica traten am Klinostaten, d. h. bei allseitig gleich-

mäßig einwirkender Schwerkraft, radiäre Blüten auf. Es handelt sich bei den Ixioideen um labil dorsiventrale Blüten, worunter nach Goebel solche zu verstehen sind, bei denen nicht die Beziehung der Blütenknospe zur Mutterachse, sondern die Richtung, in welcher die Schwerkraft einwirkt, für die Dorsiventralität bestimmend ist. Die Krümmung der Blütenstandsachse bringt die Blüten in eine geotropische Reizlage. Sie reagieren durch Ausbildung eines Labellums, das immer aus den Perigonabschnitten besteht, die dem Erdboden näher liegen.

Sämtliche Perigonabschnitte sind zur Bildung des Labellums befähigt, wie Versuche mit vertikal aufwärts und abwärts = invers fixierter Blütenstandsachse ergaben. Die Blätter des äußeren Perigons von Gladiolus paluster reagieren nicht so stark auf den Schwerereiz wie die des inneren. Bei der Mehrzahl der Gartenhybriden sind sie überhaupt nicht mehr am Labellum beteiligt.

Die Schwerkraft löst in den zum Labellum werdenden Perigonabschnitten zweierlei Veränderungen aus, nach Form sowohl wie nach Färbung. Eine Formveränderung (Gladiolus) tritt aber nicht bei allen Gattungen auf, durchgehends dagegen die veränderte Färbung bestimmter Stellen der Labellumblätter. Vielfach wird sie bedingt durch eine starke Anthozyanansammlung in Form einer dunkelpurpurnen Zeichnung (Gladiolus paluster) oder ähnlich gefärbter Flecken (Anomatheca). Die Veränderung der farbigen Zeichnung nach Intensität und Auftreten bei den künstlich am Klinostaten erzeugten radiären Blüten zeigt, daß hier deutlich Farbstoffbildung und -verteilung durch die Schwerkraft bedingt werden.

Die Orientierungsbewegung der Blüte, also außer der Krümmung auch die horizontale Drehung der Kronröhre, sind eine Folge der durch das Labellum geschaffenen neuen Blütensymmetrieebene. Wo diese mit der ursprünglichen Mediane zusammenfällt, das Labellum also median nach außen steht, tritt die Drehung nicht auf, wie natürliche Fälle median-dorsiventraler Blüten bei Gladiolus-Hybriden und künstlich erzeugte an Freesia refracta und Antholyza aethiopica zeigten. Bei den radiären Blüten unterbleibt außer der Drehung auch die Krümmung.

Eine Sonderstellung nimmt Antholyza aethiopica ein, wo statt einer dreiteiligen Unterlippe eine einteilige Oberlippe auftritt, also der höchstgelegene Abschnitt des inneren Perigons umgebildet wird und nicht der am tiefsten gelegene. Hier ist jedoch die besondere zinnoberrote Färbung auch mit besonderer Länge des Labellums verbunden, anders wie bei Gladiolus paluster und die übrigen Perigonzipfel bleiben

unscheinbar. Es handelt sich hier um eine von der erstgenannten völlig unabhängige Labellumbildung, der auch eine andere biologische Funktion zukommt als der von Gladiolus oder Freesia. Dort haben wir eine Analogie zu den Lippenblüten [vgl. Troll (1928)], deren Lippe als Anflugsstelle für Insekten dient, hier scheint, wie Goebel (1928) ausführt, die Blüte mit der allein ausgebildeten Oberlippe und der langen Kronröhre auf Vögel oder langrüsselige Sphingiden eingerichtet zu sein.

Synergiden und Eizelle der Iridaceen variieren mit der Größe des Embryosackes und sind bei den Iridoideen im allgemeinen kleiner als bei den Crocoideen und Ixioideen.

Die Befruchtung vollzieht sich, soweit beobachtet werden konnte, unter Beteiligung der einen Synergide, die durch den Pollenschlauchinhalt, sei es, daß er durch sie hindurchgeht oder nur oberflächlich an ihr vorbei, zersetzt wird und bald darauf zugrunde geht. Die zweite Synergide bleibt häufig noch bis zur Entstehung eines mehrzelligen Embryos erhalten.

Polyembryonie wurde in keinem Falle beobachtet, stellt also, wo sie auftritt, eine zufällige Anomalie dar und kein allgemeines Merkmal der Iridaceen.

Die Polkernbefruchtung und Endospermbildung eilt der Eibefruchtung und Embryobildung in der Regel voraus. Bei Belamcanda punctata jedoch geht sie erst spät und verhältnismäßig langsam vor sich, oft erst, nachdem bereits ein mehrzelliger Proembryo vorhanden ist.

Die Antipoden bleiben klein bei den Iridoideen und neigen zu Hypertrophie bei den Crocoideen und Ixioideen. Öfter tritt Antipodenvermehrung auf (Crocus susianus, C. albiflorus, Iris chamaeiris).

Einen merkwürdigen Ausnahmefall stellt der Embryosack von Sisyrinchium anceps Cav. dar, wo völlige Verdrängung des Nucellus und Fehlen der Antipoden eine starke Vergrößerung des Polkerns zur Folge hat, der die Ernährungsfunktion der verloren gegangenen Teile übernimmt.

Aus dem Vergleich der sonstigen Einzelbeobachtungen an den Samenanlagen geht hervor, daß allen untersuchten Iridoideen mit Ausnahme von Sisyrinchium anceps eine zweischichtige Nucelluskappe gemeinsam ist und ein auch im übrigen rings von Nucellus umschlossener Embryosack. Bei den Ixioideen dagegen ist der Nucellus auf drei Seiten verdrängt, die Antipoden der gekrümmten Embryosäcke liegen häufig exzentrisch, die Synergiden haben einen außergewöhnlich

langen Halsteil und einen stark ausgeprägten Fadenapparat. Der Embryosack der Crocoideen hat den Nucellus, wie bei den Ixioideen, im oberen Teil vollständig verdrängt, der Synergidenhals mit deutlichem Fadenapparat ist dagegen kürzer, der Embryosack nur ab und zu leicht gekrümmt, die Antipoden liegen symmetrisch.

---

Zum Schlusse möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, meinen herzlichsten Dank aussprechen für das rege Interesse und die wertvollen Anregungen, die er mir im Verlaufe der Arbeit zuteil werden ließ.

---

## Literatur.

Bateson, W. and A., On Variations in the Floral Symmetry of certain Plants having Irregular Corollas. Linn. Soc. Journ. Bot., Vol. XXVIII, 1890.

Buchenau, F., Der Blütenstand der Juncaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. 4, 1865/66.

Church, A. H., Types of Floral Mechanism. Oxford 1908.

Dodel, A., Beiträge zur Kenntnis der Befruchtungserscheinungen bei Iris sibirica. (Festschr. f. Nägeli und Kölliker. Zürich 1891.)

Eichler, A. W., Blütendiagramme I. Leipzig 1875.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen, I. 3. Aufl. 1928.

— Organographie der Pflanzen, III. 2. Aufl. 1923.

— Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. 2. Aufl. 1924.

— Beiträge zur Entwicklung einiger Infloreszenzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 14, 1884.

Heinricher, E., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Irideenblüte, Gestaltung des inneren Staminalkreises derselben bei Iris pallida Lam. V. Jahresber. d. akad. naturw. Ver. Graz. 1879.

— Selektionsversuche an atavist. Iris. Jena 1928.

Himmelbaur, W., Zur Entwicklungsgeschichte von Crocus sativus L. Tschirch-Festschr. herausg. v. H. Thoms. Leipzig 1926.

Hofmeister, W., Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig 1849.

— Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. wiss. Bot. 1, 1858.

— Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen, II. Monokotyledonen. Abh. Kgl. Sächs. Ges. Wiss. 7, 1861.

Irmisch, Th., Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.

Kraus, Über die Wasserverteilung in der Pflanze I. u. II. I. Sonderabdruck aus der Festschrift der Naturf. Ges. zu Halle 1879. II. Sonderabdruck aus den Abhandlungen der Naturf. Ges. zu Halle 1880.

Pax, F., Iridaceae. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. II. Teil, 5. Abtlg. Leipzig 1888.

Payer, J. B., Traité d'Organogénie Comparée de la fleur. Paris 1857.
Rüter, E., Über Vorblattbildung bei Monokotylen. Flora 110, 1918.
Sawyer, M. L., Crossing Iris pseudacorus and J. versicolor. Bot. Gaz. 79, 1925
Schacht, H., Über Pflanzenbefruchtung. Jahrb. wiss. Bot. 1, 1858 a.
— Neue Untersuchungen über die Befruchtung von Gladiolus segetum. Bot. Zeitg. 16, 1858 b.
— Zur Befruchtung von Crocus vernus. Flora 1858 c.
Schnarf, Embryologie der Angiospermen. Handb. der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer. II. Abtlg., 2. Teil. Berlin 1929. Bd. X/2.
Schumann, K., Sproß- und Blütenentwicklung in der Gattung Crocus nebst einigen Bemerkungen über die Gipfelblüte. Bot. Zeitg. 52, 1894.
— Neue Untersuchungen über Blütenanschluß. Leipzig 1890, S. 83.
Troll, W., Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928.
Urban, J., Zur Biologie der einseitswendigen Blütenstände. Ber. d. D. Bot. Ges. 1885.
Warner, Th., Über den Einfluß der geotropischen Reizung auf den Zucker- und Säuregehalt von Sprossen. Jahrb. f. wiss. Bot. 68, 1928.
Weber, E., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Gattung Allium. Bot. Arch. 25, 1929.
Wydler, H., Morphologische Beiträge 3. Symmetrie der Blüte von Gladiolus communis. Flora 1845, S. 454.
— Morphologische Notizen. Nr. 4. Flora 1854, S. 56.
— Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse, Monokotyledonen. Berner Mitteilungen d. Naturforsch. Ges. Bern aus dem Jahre 1872. Bern 1873.
Voechting, Über Zygomorphie und deren Ursachen. Jahrb. wiss. Bot. 17, 1886.

# Untersuchungen und Betrachtungen zum Blattstellungsproblem.

Von **Robert von Veh.**

Mit 23 Abbildungen im Text.

---

## Inhaltsübersicht.

Erster Abschnitt: **Einleitung.**


Die Wandlung der Problemstellung im Laufe der letzten 100 Jahre: Seite

K. Schimper und A. Braun . . . . . 85
W. Hofmeister . . . . . 86
K. Schumann . . . . . 86
O. Schuepp . . . . . 86
J. C. Schoute . . . . . 86
K. Goebel . . . . . 87—90
Schwendener . . . . . 87
Raciborski, Jost, Church . . . . . 87
Winkler . . . . . 87—88
van Iterson . . . . . 87, 91
Hirmer . . . . . 90—93


Zweiter Abschnitt: **Untersuchungen.**


Die Blattstellung der Monokotylen . . . . . 93
Fertile und sterile Blätter . . . . . 95
Die Blattstellung der Achselsprosse . . . . . 96
1. mediane Distichie . . . . . 96
2. transversale Distichie . . . . . 96
3. ursprünglich mediane, sekundär transversale Distichie . . . . . 98
4. schräge Distichie . . . . . 98
5. spirotrophe Distichie aus medianer . . . . . 99
6. spirotrophe Distichie aus transversaler . . . . . 100
Die Blattstellung der Costoideen . . . . . 100
Keimpflanzen . . . . . 100
Achselsprosse . . . . . 100
Richtung der Spirotrophie der Achselsprosse . . . . . 103
E. Rüters Auffassung der Blattstellung der Costus-Achselsprosse und deren Kritik . . . . . 104
Goebels Deutung der Costus-Blattstellung . . . . . 105
Hirmers Auffassung und deren Kritik . . . . . 105
Der Costus-Vegetationspunkt . . . . . 105
Hofmeisters Abbildung in „Allgemeine Morphologie der Gewächse“ . 105
Der vegetative Vegetationspunkt . . . . . 105

Seite

Der reproduktive Scheitel . . . . . 105
Der Querschnitt . . . . . 106
Histologischer Nachweis der Spirotrophie . . . . . 106
Schema der Entwicklung . . . . . 107
„Sektoreinschaltung" und „Sektorausschaltung" nach Hirmer . . . . . 107
Das Rhizom . . . . . 109
Richtung der Spirotrophie der Hauptsprosse . . . . . 110
Umkehrung der Blattstellung . . . . . 110
Diagramm der Blattstellung eines Sprosses von Costus speciosus von 194 cm Länge . . . . . 110
Umkehrung der Spirotrophie oder Überdrehung . . . . . 113
Diagramm der Blattstellung eines Sprosses von Costus speciosus mit echter Umkehrung der Spirotrophie . . . . . 115
Umkehrung der Spirotrophie bei Cordyline hybrida . . . . . 116
Diagramm der Blattstellung . . . . . 117
Tabelle zur Blattasymmetrie . . . . . 118
Richtung der Spirotrophie bei anderen Monokotylen . . . . . 119
Aloe- und Agave-Keimpflanzen . . . . . 119
Lichtausnutzung . . . . . 120
Zum Windeproblem . . . . . 120
Physiologische Behandlung eines morphologischen Problems . . . . . 120
Najas mikrodon . . . . . 120
Costus-Sprosse . . . . . 121
Windung und Torsion . . . . . 121
Orthomonostichie (Blattstellung $\frac{1}{\infty}$ nach Schumann) . . . . . 122
Vegetative und reproduktive Phase . . . . . 123
Windung der Infloreszenz . . . . . 126
Peperomia . . . . . 127
Älterer Sproß von P. verticillata . . . . . 127
Dessen Vegetationspunkt . . . . . 127
Achselsproß von P. verticillata . . . . . 129
Dessen Vegetationspunkt . . . . . 129
Goebels Deutung der Blattstellung und deren Bestätigung (P. rubella, P. galioides, P. verticillata) . . . . . 130
Primäre und sekundäre Wirtel . . . . . 130
Peperomia und Helianthus . . . . . 130

Dritter Abschnitt: **Betrachtungen.**

Goebel über die „Spiraltheorie" und die „mechanischen" Blattstellungstheorien 131
Woran hat die weitere Forschung anzuknüpfen? . . . . . 131
Goethes Vertikal- und Spiraltendenz . . . . . 132
K. Schimpers Blattstellungslehre . . . . . 133
Ihre Hauptfehlerquelle . . . . . 136
Das gegenseitige Verhältnis von formaler und kausaler Morphologie . . . . . 137
Die kausale Behandlung des morphologischen Blattstellungsproblems . . . . 137
Sachs' Auffassung . . . . . 137
In der „Geschichte der Botanik" . . . . . 137
In „Stoff und Form der Pflanzenorgane" (Die materialistisch-mechanische Auffassung und deren Kritik) . . . . . 138
Hofmeisters genetisch-mechanische Fragestellung . . . . . 139
Die Entwicklung von 1868 . . . . . 139
Die „Kausaltendenz" der Botaniker als Ursache des Stillstands der Blattstellungsforschung . . . . . 139
Die spezifisch-biologische Wissenschaft . . . . . 140

Seite
Das Gestaltungsproblem und die kausale Forschung (Physiologie) . . . . . 140
Tatsachen, die die Grundlage der Schimperschen Blattstellungslehre, die Spiraltheorie, erschüttern . . . . . 141
Die Orthodromtendenz . . . . . 141
Die Spirodromtendenz . . . . . 141
Der Entwicklungsstrom . . . . . 142
Der Rhythmus der Blattbildung . . . . . 142
Beziehung der Richtung des Entwicklungsstromes und der Divergenz . . . . 142
Die Scheinwirtel nach Goebel durch zwei Faktoren bedingt . . . . . 143
Analyse der beiden Faktoren: Feststellung von drei artverschiedenen Faktoren (primärer, sekundärer und tertiärer Faktor) . . . . . 143
Die drei Wendepunkte der Blattstellungsforschung Schimper 1830; Hofmeister 1868; Goebel 1913 . . . . . 146
Ergebnisse . . . . . 146
Literaturverzeichnis . . . . . 153
Nachtrag . . . . . 154

---

## Erster Abschnitt.

## Einleitung.

Die Blattstellungsverhältnisse sowohl der Angiospermen als auch der Gymnospermen sind Gegenstand zahlloser genauer Untersuchungen gewesen. Im höchsten Grade instruktiv ist die Wandlung der Problemstellung im Laufe der letzten 100 Jahre, die wir in ihrer geschichtlichen Entwicklung bis auf den heutigen Tag vor uns haben.

K. Schimper und A. Braun (1831, 1—1835, 2) schufen durch ihre Arbeiten die Grundlage, auf der alle späteren Blattstellungsarbeiten ruhten: die Feststellung der Divergenz, eines mathematischen Wertes, als Ausdruck des Stellungsverhältnisses der Blätter an der Sproßachse, und die Ableitung allgemein gültiger Gesetze aus diesen einzelnen Divergenzwerten — das sind die beiden Momente, die diese Forschungsrichtung charakterisieren. Das Hauptverdienst der Begründer war, die genau definierbare Gesetzmäßigkeit pflanzlicher Gestaltung nachgewiesen zu haben. Jedoch bezogen sich die miteinander verglichenen Divergenzwerte oft auf Blattbildungen, die sonst nichts Gemeinsames miteinander hatten (Tannenzapfen — Infloreszenz und ein beliebiger vegetativer dikotyler Sproß). Daher konnten die aus den Gesetzmäßigkeiten abgeleiteten „Erklärungen“ nicht befriedigen. Vor allem aber bezogen sich die Untersuchungen ausschließlich auf fertige Formen; daher führten die Feststellungen zu falschen Vorstellungen. Revidiert wurden sie auf Grund der von Schleiden angeregten entwicklungsge-

schichtlichen Untersuchungen. Seit Hofmeister wird der ersten Organanlage am Vegetationspunkt die entscheidende Bedeutung beigemessen. W. Hofmeister (1868, 14) legte besonderes Gewicht auf die räumlichen Verhältnisse am Vegetationspunkt („Hofmeistersche Regel") unter Berücksichtigung des Zeitfaktors (14, S. 497). Nach dieser Auffassung entsteht die jüngste Blattanlage stets in oder über der größten Lücke. Für die Ausnahmefälle macht Hofmeister in der Hauptsache äußere Einflüsse verantwortlich, insbesondere die Schwerkraft. In den Fällen ungleicher Blatthälften (bei Musa, Aloe, Luzula) sei die Divergenz kleiner als ½, wenn die Anlage des jüngsten Blatthöckers zeitlich nach dem Hervortreten der Blattasymmetrie erfolgt.

Diese Auffassung hat K. Schumann (1892, 23) zum Teil übernommen, indem er in allen Fällen die Asymmetrie der Blatthälften als das Primäre und die betreffende Blattstellung als das aus ihr resultierende Sekundäre betrachtet. Dabei spricht Schumann dem Zeitfaktor jeden Einfluß auf die Blattstellung ab (betr. Costus 23, S. 39).

Auch O. Schuepp (1921, 21, S. 257) will die Blattstellung aus der Form der Teilkörper erklären.

J. C. Schoute (1913, 20) geht von der „Hofmeisterschen Regel" aus, auf die er seine Blattstellungstheorie gründet.

Demgegenüber weist Goebel (1928, 11, S. 287) darauf hin, daß z. B. bei den Infloreszenzen der Gräser die Blattstellung nach ½ sicher als das Primäre anzusprechen ist, aus dem die räumlichen Verhältnisse erst resultieren. Die „Hofmeistersche Regel" treffe nur bei symmetrischem Wachstum des Vegetationspunktes, also bei Wirtelstellung, ganz zu, bei asymmetrischem nicht (11, S. 267). Daher kann diesem „Gesetz" keine Allgemeingültigkeit zugesprochen werden. — Die Annahme erscheint berechtigt, daß (wie oben für die Poa-Infloreszenz schon erwähnt) auch bei symmetrischem Wachstum der Blattstellung ganz allgemein primäre und den räumlichen Verhältnissen sekundäre Bedeutung zukommt. Im Anschluß an diese Feststellung können wir sagen: bei der embryonalen Organanlage am Vegetationspunkt werden durch die gegenseitigen Größen- und Stellungsverhältnisse von Sproßscheitel und Blattprimordien die räumlichen Verhältnisse erst geschaffen; die „Hofmeistersche Regel" ist ein Erfahrungssatz, welcher wegen der durch ihn veranlaßten Verwechslung von Ursache und Wirkung für alle mechanischen Blattstellungstheorien verhängnisvoll geworden ist.

Schon Hofmeister (1868, 14, S. 509—519) versuchte das erste Auftreten der Blattanlagen am Vegetationspunkt durch Spannungsverhältnisse der Zellmembranen kausal verständlich zu machen.

Goebel (1928, 11, S. 267) weist auf die Unhaltbarkeit dieser Annahme hin: es sind viele Fälle bekannt, in denen starre Membranen das Wachstum nicht verhindern, sofern vom Plasma ein Wachstumsimpuls ausgeht.

Schwendener (1878, 24) legte seiner „Mechanischen Theorie der Blattstellung" die Annahme zugrunde, daß die am Vegetationspunkt entstehenden Anlagen in direktem Kontakt mit älteren stünden; für nachträgliche Verschiebungen werden Druckverhältnisse verantwortlich gemacht.

Durch die Arbeiten von Raciborski (1894, 17), Jost (1899, 16), Winkler (1901—1903, 26), Church (1901, 3) u. a. ist erwiesen, daß ein direkter Kontakt in einer Reihe von Fällen nicht besteht, und die angenommenen Druckverhältnisse hypothetischer Natur sind, ihr Nachweis ist nicht erbracht worden.

Van Iterson (1907, 15) geht von Hofmeister, Schwendener, Church aus, indem er die räumlichen Verhältnisse und den Kontakt als die die Blattstellungen bedingenden Faktoren ansieht und durch entsprechende mathematische Konstruktionen die Notwendigkeit der zu beobachtenden Stellungsverhältnisse darzutun versucht.

Goebel (1928, 11, S. 288) macht für das erste Auftreten der Blattanlagen die Verteilung der embryonalen Substanz verantwortlich. So können gut ernährte Infloreszenzen von Euchlaena mexicana statt zwei-, vierzeilig verzweigt sein, und bei Zea Mays tritt an schwächlich ausgebildeten weiblichen Blütenkolben gelegentlich Zweizeiligkeit ein.

Es ist also in diesen Fällen eine unverkennbare Abhängigkeit der ersten Höckerbildung von der Ernährung vorhanden. Während aber einzelne Pflanzen auf gesteigerte Ernährung derart reagieren, bleibt ganz im allgemeinen bei anders gearteten diese Reaktion aus. Der Grund dazu kann nur in verschiedener struktureller Veranlagung liegen. Diejenigen Autoren, die durch äußere mechanische Notwendigkeiten die Blattstellungsverhältnisse kausal erklären wollen, gehen bewußt oder unbewußt von der Voraussetzung aus, daß das embryonale Gewebe am Vegetationspunkt aus vollkommen undifferenzierten, gleichwertigen Zellen besteht. Unter dieser Voraussetzung drängt sich die Frage auf, warum denn dieser oder jener Ort zur Neubildung bevorzugt wird, oder — warum die Stoffzufuhr nach den betreffenden Stellen der Neubildung erfolgt? Nach Goebels Ansicht (11, S. 269) wird „die Anordnung seitlicher Sprossungen bedingt durch Struktur- und Wachstums- resp. Ernährungsverhältnisse des Vegetationspunktes, werde er nun von einer Scheitelzelle oder einem Zellkomplex eingenommen".

In Übereinstimmung mit dieser Auffassung steht auch diejenige von Winkler (26, S. 72): „wie bei jedem anderen Vorgang der Gestaltung müssen für die Anlage neuer seitlicher Organe drei Momente als maßgebend berücksichtigt werden: erbliche Anlage, innere Korrelation und äußere Einwirkung".

Wenn wir den Vegetationspunkt einer bestimmten Pflanze vor uns haben, können wir fast immer den Ort der nächsten Blattbildung im voraus angeben, da er durch den „Bauplan" der Pflanze im allgemeinen festgelegt ist. Die „kausale" Betrachtung sucht nach unmittelbaren Ursachen jeder zu beobachtenden Erscheinung; die „finale" Betrachtung bringt durch den Endzweck die einzelnen Stufen der Organentwicklung in ein einheitliches geordnetes System. Von den vielen mechanischen Möglichkeiten wird in jedem Falle diejenige verwirklicht, die durch Struktur (äußerlich nicht erkennbare, innere Gewebe- resp. Zelldifferenzierung) und Bauplan, also durch die Gesamtorganisation, als Notwendigkeit bedingt ist.

Das Problem der Blattstellungen besteht nun darin, die Frage zu lösen, warum die erste Entstehung an dem betr. Ort stattfindet: die kausale Betrachtung sagt, das Blatt muß da entstehen, weil das Gewebe durch Hormone und infolge von Baustoffzufuhr, oder durch Erbanlagen und Korrelation zur Weiterentwicklung veranlaßt wird; die finale Betrachtung sagt, weil das Blatt da entstehen soll, wo es nach dem Bauplan hingehört, erfolgt die Baustoffzufuhr usw. nach dem bestimmten Ort hin.

Wir müssen feststellen, daß der Ort, an dem das neue Blatt entstehen muß und entstehen soll, in Wirklichkeit derselbe ist. Es handelt sich also nur um zwei verschiedene Wege der Forschung. (Vgl. W. Troll, 1928, 25, die Einleitung.) Es laufen letzten Endes alle Fäden der Blattstellungsforschung auf die eine Frage hinaus: warum ist der Ort, an dem das neue Blatt kausal entstehen muß und final entstehen soll, in Wirklichkeit derselbe? Die Lösung dieser Frage enthält die Enträtselung des Problems der gesamten organischen Gestaltung. Indem wir uns dieses Endzieles der Forschung bewußt sind, wenden wir uns den unmittelbaren Aufgaben des Tages zu.

Goebel (1913, 9) weist in seiner Arbeit „Scheinwirtel" 1913 der Blattstellungsforschung den Weg genetisch-vergleichender Betrachtungsweise und zeigt an einigen Beispielen, wie wertvoll der durch die Untersuchung gewonnene Einblick für das Verständnis der

Gestaltung ist. Bei der dikotylen Peperomia verticillata[1]) wird das Zustandekommen wirteliger Blattstellung aus der dekussierten und bei der monokotylen Polygonatum verticillatum aus der $\frac{1}{2}$-Stellung nachgewiesen. Auf S. 84 heißt es: „Aus diesen Beispielen dürfte sich ergeben, daß eine vergleichende Betrachtung der Blattanordnungen auch sonst vielfach noch zum Nachweise des Zustandekommens derselben führen wird, ein solcher Nachweis aber ist die erste Voraussetzung zu dem Versuche eines kausalen Verständnisses. Wenn für die Blattanordnung am vegetativen Sproß so ausgedehnte vergleichende Untersuchungen vorliegen würden, wie für die in den Blüten, so würde sich vielleicht ergeben, daß sich die Blattanordnung bei den Monokotylen ontogenetisch von der $\frac{1}{2}$-Stellung, bei den dikotylen von der dekussierten ableiten läßt." Ferner S. 85 betr. die Monokotylen Aloe, Agave u. a.: „Hier wird die Blattanordnung geändert durch Änderung am Vegetationspunkt („Scheiteltorsion"), welche schon vor dem Auftreten der Blätter eintreten kann, in anderen Fällen wirken auch an nicht mehr embryonalem Gewebe eintretende Torsionen mit. Bei den Dikotylen ist die dekussierte Blattstellung wohl die verbreitetste. Sie schließt sich ja auch unmittelbar an die Stellung der Kotyledonen an." S. 86: „Man kann also sagen, daß bei einer Anzahl dikotyler Pflanzen die dekussierte Blattstellung längere oder kürzere Zeit nach der Keimung beibehalten, bei anderen

1) J. C. Schoute greift in seiner Arbeit von 1925 (20a) Goebels Auffassung der Blattstellung bei den wirtelbildenden Peperomien an, indem er deren Blattstellung nicht von der dekussierten, sondern mit Bravais von der spiraligen ableitet. Bravais stand 1837 auf dem Boden der Spiraltheorie und konnte daher jede Wirtelstellung bloß von der Spiralstellung ableiten. Der durch Goebel 1913 eingeführte gänzlich neue Gesichtspunkt der genetisch-vergleichenden Betrachtung auch der Blattstellungsverhältnisse scheint von Schoute in seiner Bedeutung und Tragweite bis 1925 nicht erkannt worden zu sein. Schoute bringt keine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, auch macht er keine Querschnitte, sondern leitet seine Schlüsse aus der äußeren Betrachtung der fertigen Formen ab. Diese Untersuchungsmethode muß heute als unzureichend bezeichnet werden, vor 100 Jahren hätte man gegen sie nichts einwenden können. Goebels Nachweis des Zustandekommens der vierzähligen Wirtel von Peperomia galioides und der dreizähligen von P. rubella aus der dekussierten an Hand der Querschnitte, die volle Übereinstimmung mit dem Querschnitt, z. B. von Helianthus annuus, zeigen, ist durch nichts widerlegt. Wie es Goebel in seiner Arbeit „Scheinwirtel" von 1913 selbst angibt, hatten ihm Keimpflanzen von wirtelbildenden Peperomien nicht zu Gebote gestanden. Es wäre also eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung des Zustandekommens der verschiedenen Blattstellungen bei den wirtelbildenden Peperomien unter Berücksichtigung der Verhältnisse am Vegetationspunkt von Interesse. Im übrigen sei auf die Ausführung im speziellen Teil hingewiesen.

früher oder später durch ungleichzeitige Anlegung der Blätter eines Paares mit Scheiteltorsion (analog der vieler Moose) in die Spiralstellung übergeht. Die Blätter eines „Paares" teilen sich ungleichmäßig in den Umfang der Sproßachse, weil durch asymmetrisches Wachstum des Vegetationspunktes das erste Blatt jedes Paares (in der Richtung der „genetischen Spirale") verschoben wird (vgl. Fig. 5), statt dekussiert zu stehen.

Andererseits können, wie die oben angeführten und andere Beispiele zeigen, zerstreute Blätter wieder zu Wirteln zusammenrücken. Die Verfolgung dieser in buntem Wechsel auftretenden Vorgänge in formaler Beziehung ist notwendig, wenn wir einen Einblick in den Zusammenhang der Gestaltungsverhältnisse gewinnen wollen."

Meiner Ansicht nach bildet diese Arbeit von Goebel einen Markstein in der Blattstellungsforschung, letztere ist vom „toten Geleise" gerückt worden: nicht die Divergenzen, nicht die räumlichen Verhältnisse, oder Druckverhältnisse, nicht die mathematischen Konstruktionen bilden oder erfassen das Wesentliche in der Fragestellung, sondern das Zustandekommen der Blattstellung in entwicklungsgeschichtlich-vergleichender Betrachtung, wobei es unser Ziel ist: „die Gestaltung der Vegetationsorgane innerhalb einer kleineren systematischen Gruppe genetisch zu verstehen" (9, S. 71).

1913—1914 habe ich die Blattstellungsverhältnisse der Monokotylen untersucht und bin zur vollen Bestätigung der oben angeführten Auffassung Goebels gekommen. Die Arbeit konnte bisher nicht veröffentlicht werden, einzelne Befunde werden in vorliegender Arbeit wiedergegeben.

Hirmer (1922, 13) hat das Verdienst, an einer Reihe von Beispielen bei den Monokotylen und Dikotylen das Zustandekommen der Blattstellungen nachgewiesen zu haben. Die Ergebnisse auch seiner Arbeit illustrieren die Gedankengänge Goebels und bestätigen sie voll.

Es ist mir nicht verständlich, daß Hirmer Goebels Idee weder anführt, noch überhaupt die betreffende Arbeit erwähnt. Die von Hirmer zusammengestellte „Literaturübersicht" enthält 98 Arbeiten, kann also Anspruch auf eine gewisse Vollständigkeit erheben. Dabei ist Hirmers Arbeit ohne Goebels Gedanken der „Scheinwirtel" von 1913 nicht denkbar.

Die ersten 56 Seiten sind vorzugsweise den Monokotylen gewidmet und bringen ein schönes Demonstrationsmaterial zur Frage nach der Entstehung der verschiedenen Blattstellungen bei den einzelnen Formen im Laufe der ontogenetischen Entwicklung aus der nachweisbaren $\frac{1}{2}$-Stellung der Keimpflanzen.

Seite 57—100 sind den Dikotylen gewidmet. Auch hier findet sich volle Bestätigung der Auffassung Goebels betr. das Zustandekommen der verschiedenen Blattstellungen aus der dekussierten, die aber bloß aus der Darstellung selbst zu erkennen ist und als solche nicht betont wird. So z. B. wird auf S. 13 die spirotrophe Dekussation besprochen, auf S. 61 der Übergang der Dekussation in dreigliedrige gedoppelte Spiralstellungen, dreigliedrige Wirtelstellung, in viergliedrige Spiralstellung usw., auf S. 66—67 — der Übergang von der Dekussation zu dem gedoppelten dreizähligen Spiralsystem und weiter zu den vierzähligen Systemen, auf S. 69 — Übergang von der dreizähligen Wirtelstellung in die vierzählige gedoppelte Spiralstellung, ebenso S. 71 u. a. m.

Hirmer selbst legt allerdings das Hauptgewicht auf seine Feststellungen betr. die „Limitdivergenz". Auf die Vorgänge asymmetrischen Wachstums, die er durch „Sektoreinschaltung" und „Sektorausschaltung" hervorgerufen darstellt, werde ich im speziellen Teil zurückkommen.

Hirmer sagt auf S. 58: „daß die vielen Stellungen, wie sie die Schimper-Braunschen Reihen aufzählen, sich am Vegetationspunkt bei der Neuanlage der Organe nicht finden, somit, sofern sie am entfalteten Sproß tatsächlich auftreten, nur sekundäre Modifikationen eines ursprünglich mehr oder minder anderen Stellungsverhältnisses sind, ist eine Tatsache, die bisher von allen, die dem Problem der Organstellung näher getreten sind, vernachlässigt worden ist".

Diese Ansicht Hirmers beruht auf einem Irrtum. Van Iterson (1907, 15) führt auf S. 195—198 die „Beobachtungstatsachen" in 15 Punkten an, die er seinen Erklärungsversuchen zugrunde legt. Unter Punkt 8 heißt es auf S. 196: „die Divergenzen $^1/_2$ und $^1/_3$ werden sowohl am Vegetationsscheitel als an ausgewachsenen Pflanzenachsen ziemlich genau verwirklicht angetroffen. Die Divergenzen $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ werden bisweilen an ausgewachsenen Pflanzenteilen genau realisiert, an den zugehörigen Vegetationspunkten aber werden durchgehends merkbare Abweichungen davon gefunden, und zwar sind diese derart, daß eine größere Annäherung an die ‚Limitdivergenz' verwirklicht ist".

Diese Auffassung liegt den weiteren Ausführungen van Itersons zugrunde und bezieht sich nicht nur auf die Hauptreihe. Man vergleiche auch die Ausführungen auf S. 224—229, die sich unter anderem auf die Feststellungen von Paul Teitz beziehen und beweisen, daß die unter Punkt 8 angeführten Tatsachen 1907 bereits Allgemeingut der Wissenschaft waren.

Es handelt sich keineswegs um eine „gelegentlich" geäußerte Ansicht, wie Hirmer meint, sondern „die allgemeine und durch-

greifende Verbreitung" (Hirmers Worte) der betreffenden Tatsache wird von van Iterson ausdrücklich betont, was aus dem angeführten Zitat ohne weiteres einleuchtet.

Seine erwähnten Tatsachen betr. die Limitdivergenz sind als solche gewiß beachtenswert, doch bringen sie nichts prinzipiell Neues.

Hirmer sagt gleich in der Einleitung auf S. 7 unter anderem: „So fällt bei Durchsicht der einschlägigen Literatur zunächst schon die weitgehende Vernachlässigung der Erforschung der morphologischen Verhältnisse am Vegetationspunkt auf." Ferner auf S. 9: „Es handelt sich, das sei aus dem Folgenden vorweggenommen, in den Fällen zerstreuter spiraliger Blattstellung entweder um Stellungen, welche bei hoher Konstanz der Divergenzwerte am Vegetationspunkt annähernd sich ausdrücken lassen durch die Werte der Limitdivergenzen (Typus der gedoppelten Spiralsysteme) oder um Stellungen von mehr minder sehr beträchtlicher Inkonstanz der Divergenzen, welche zustande kommen durch Verschiebung der Organe aus zweizeiliger Stellung infolge asymmetrischen Wachstums des Vegetationspunktes (Typus der einfachen Spiralsysteme). Erst sekundär kommen dann diejenigen Stellungen zustande, für welche die obengenannten Zahlenverhältnisse maßgebend sind. Indem die bisherigen Arbeiten sich im wesentlichen nur mit der Erklärung dieser sekundären Stellungen, deren sekundäre Natur von den betr. Autoren allerdings nicht erkannt worden ist, befassen, erledigt sich für uns die Frage nach den Leistungen der bisherigen Arbeiten und Theorien auf dem Gebiete der Blattstellungsforschung, und die Bahn wird frei für eine neue Behandlung des Problems unter Zugrundelegung der tatsächlichen Verhältnisse bei der Organanlage am Vegetationspunkt."

Die von mir gesperrt gedruckten Stellen sind indes nicht begründet. Seit Hofmeister wird in den speziellen Arbeiten den Verhältnissen am Vegetationspunkt, der ersten Organanlage, die Hauptaufmerksamkeit geschenkt, von allen Autoren wird die untergeordnete Bedeutung der sekundären Verschiebungen betont[1]). Als Beleg muß hier die gesamte Literatur pro und contra Schwendener angeführt werden.

Neu ist bei Hirmer die Berücksichtigung der Abweichungen am Vegetationspunkt derselben Pflanze — in Abhängigkeit vom Alter, also das genetisch-vergleichende Moment, der Gesichtspunkt, den Goebel 1913 eingeführt hat, um das Zustandekommen der betr. Blattstellung

1) Die Arbeit von Schoute von 1925 (20a) macht hiervon eine Ausnahme.

im Laufe der ontogenetischen Entwicklung nachzuweisen (vgl. auch Goebel 11, S. 280—286). Die genetisch-vergleichende Betrachtung tritt aber in Hirmers Darstellung in den Hintergrund infolge der starken Betonung der Klassifikation in die verschiedenen Stellungs-„Systeme". —

Im folgenden sind Ergebnisse von Untersuchungen dargelegt, die sich auf die spirotrophen Gestaltungsverhältnisse der Monokotylen beziehen.

---

## Zweiter Abschnitt.

## Untersuchungen.

### Die Blattstellung der Monokotylen.

Die Monokotylen umfassen nach Engler und Prantl (8) eine Formengruppe von 45 Familien. Eine genaue Statistik der Blattstellungsverhältnisse der Monokotylen läßt sich heute noch nicht aufstellen, da entsprechende Angaben in der Literatur bloß gelegentlich anzutreffen sind, und zwar vorwiegend allgemein gehalten, bei der Beschreibung größerer systematischer Einheiten. Der Versuch einer durchgreifenden Statistik der Blattstellungen der monokotylen Arten mußte daher aufgegeben werden.

Folgende Zusammenstellung gestattet einen allgemeinen Überblick über das Vorkommen der zweizeiligen Blattstellung in den monokotylen Familien:

**I. Gruppe.**

| [1] | | Blattstellung rein zweizeilig: | |
|---|---|---|---|
| 1. | ( 1) | Fam. Typhaceae . . . . . | (8) |
| 2. | ( 3) | „ Sparganiaceae . . . . . | (8) |
| 3. | ( 7) | „ Juncaginaceae . . . . . | (6) |
| 4. | ( 9) | „ Butomaceae . . . . . | (6) |
| 5. | (12) | „ Gramineae . . . . . | (8) |
| 6. | (19) | „ Restionaceae . . . . . | (8) |
| 7. | (25) | „ Rapateaceae . . . . . | (8) |
| 8. | (30) | „ Philydraceae . . . . . | (8) |
| 9. | (34) | „ Haemodoraceae . . . . . | (8) |
| 10. | (42) | „ Cannaceae . . . . . | (8) |
| 11. | (43) | „ Marantaceae . . . . . | (8) |

**II. Gruppe.**

Unter anderen Stellungsverhältnissen auch die $\frac{1}{2}$-Stellung vertreten bei:

| | | | |
|---|---|---|---|
| 12. | ( 4) | Fam. Potamogatonaceae (meist $\frac{1}{2}$) . . . . | (8) |
| 13. | (10) | „ Hydrocharitaceae (Unterf. Thalassioideae $\frac{1}{2}$) . . . . | (8) |

---

1) Die Zahlen dieser Rubrik geben die Reihenfolge der Familien in Engler und Prantls „Die natürlichen Pflanzenfamilien" an.

14. (13) Fam. Cyperaceae . . . . . (8)
15. (15) „ Cyclanthaceae (Ludovia 2- oder 3 zeilig) (8)
16. (16) „ Araceae (Unterf. Pothoideae $\frac{1}{2}$) . . (8)
17. (20) „ Centrolepidaceae (die Mehrjährigen $\frac{1}{2}$) (8)
18. (22) „ Xyridaceae (2- oder mehrreihig) . . (8)
19. (28) „ Pontederiaceae (häufig $\frac{1}{2}$) . . . . . (8)
20. (31) „ Juncaceae (Distichia $\frac{1}{2}$) . . . . . (6)
21. (33) „ Liliaceae . . . . . (8)
22. (35) „ Amaryllidaceae . . . . . (8)
23. (38) „ Dioscoreaceae . . . . . (8)
24. (39) „ Iridaceae (meist $\frac{1}{2}$) . . . . . (8)
25. (40) „ Musaceae (Strelitzioideae und Lowioideae $\frac{1}{2}$) . . . . . (8)
26. (41) „ Zingiberaceae (Zingiberoideae $\frac{1}{2}$) . . (8)
27. (45) „ Orchidaceae (bei der ungeheuren Mehrzahl $\frac{1}{2}$) . . . . . (8)

**III. Gruppe.**

Keine $\frac{1}{2}$-Stellung:

28. ( 2) Fam. Pandanaceae $\frac{1}{3}$ (P. utilis, var. flabelliformis, 2 zeilig) . . . . . (6)
29. (14) „ Palmae
30. (21) „ Mayacaceae, spiralig . . . . . (8)
31. (26) „ Bromeliaceae, spiralig . . . . . (8)
32. (27) „ Commelinaceae, spiralig . . . . . (8)

**IV. Gruppe.**

Ungenügende Angaben bei:

33. ( 5) Fam. Najadaceae (nicht $\frac{1}{2}$, aber fast 2 zeilig) (8)
34. ( 6) „ Aponogetonaceae
35. ( 8) „ Alismataceae
36. (11) „ Triuridaceae
37. (17) „ Lemnaceae
38. (18) „ Flagellariaceae
39. (23) „ Eriocaulaceae
40. (24) „ Thurniaceae
41. (29) „ Cyanastraceae
42. (32) „ Stemonaceae
43. (36) „ Velloziaceae
44. (37) „ Taccaceae
45. (44) „ Burmanniaceae

In Ergänzung zur obigen Übersicht sei folgendes bemerkt.

Eine der größten monokotylen Familien, die Gramineae, bestehend aus 13 Unterfamilien = 313 Gattungen = 3328 Arten (8), ist rein zweizeilig gebaut.

Die Orchidaceae sind in ihrer ungeheuren Mehrzahl zweizeilig; bei den Ophrydinae und Neottiinae kommen auch andere Spiralstellungen vor, drei- bis sechszählige Wirtel bei Codonorchis (8).

In den kleineren systematischen Gruppen der Hydrocharitaceae, Liliaceae, Amaryllidacae u. a. ist die zweizeilige Blattstellung oft neben spiraliger und anderer vertreten.

Schon A. Braun sagt 1831 (1, S. 75): „$^1/_2$ ist unter allen die häufigste Blattstellung bei den Monokotyledoneen".

Betr. die Keimpflanzen der Monokotylen sagt schon Hofmeister 1868 (14, S. 485): „Die meisten Monokotyledoneen, deren spätere Blätter dreizeilig (vertikal oder tangential-schief dreizeilig) stehen, bilden das zweite Blatt dem ersten gegenüber, sowohl an Keimpflanzen, als an seitlichen Achsen; so z. B. an den Embryonen bei Aloe vulgaris Dec., Aloe semimargaritifera, Carex Grayi, Allium Cepa und anderen Arten dieser Gattungen; an seitlichen Achsen bei Lilium, Ornithogalum nutans und anderen Liliaceen, bei Orchis, Neottia nidus avis, Luzula pediformis, maxima und albida . . . . Die ersten 3—4 Blätter seitlicher Achsen von Luzula maxima stehen zweizeilig; erst bei den späteren wird die Divergrenz $< {}^1/_2$."

Die allgemeine Bedeutung dieser Tatsachen ist dann von Goebel richtig erkannt und 1913 (9) mit Bestimmtheit ausgesprochen worden: Goebel hält die zweizeilige Blattstellung für die ursprüngliche bei den Monokotylen.

Nähere Untersuchungen haben ergeben, daß fast ausnahmslos an allen Keimpflanzen der Monokotylen ein Hinweis auf die $^1/_2$-Stellung noch erkennbar — und das Zustandekommen anderer Stellungsverhältnisse aus der $^1/_2$-Stellung im Laufe der ontogenetischen Entwicklung nachweisbar ist. Dieser Nachweis ist sowohl für Vertreter der Familien aus der zweiten, als auch aus der dritten Gruppe erbracht (Palmae, Bromeliaceae und Commelinaceae). Es sei auf die diesbezüglichen Ausführungen von Hirmer (13) verwiesen.

## Fertile und sterile Blätter.

Sofern nicht alle Blätter fertil sind, ist in der Alternanz der fertilen und sterilen Blätter oft ein Hinweis auf die zweizeilige Natur der Blattstellung zu erkennen.

Vallisneria spiralis bietet ein Beispiel für ein Verhalten, das durch folgendes Schema illustriert wird (Fig. 1 a):

fertil → steril
↙
steril → fertil
↙
steril → steril
↙
fertil → steril
↙
steril → fertil

Die Reihenfolge — fertil, steril, steril, fertil — besteht sowohl in jeder der beiden gewundenen Zeilen, als auch in der Entstehung.

Hydrocharis morsus ranae hat in der einen gewundenen Zeile nur sterile Blätter (Fig. 1 b, Blätter 1, 3, 5), in der anderen nur fertile (2, 4, 6).

Hydromistria (Fig. 1 c) zeigt dasselbe Verhalten, die Blätter 1, 3, 5, 7 sind steril, die Blätter 2, 4, 6 sind fertil.

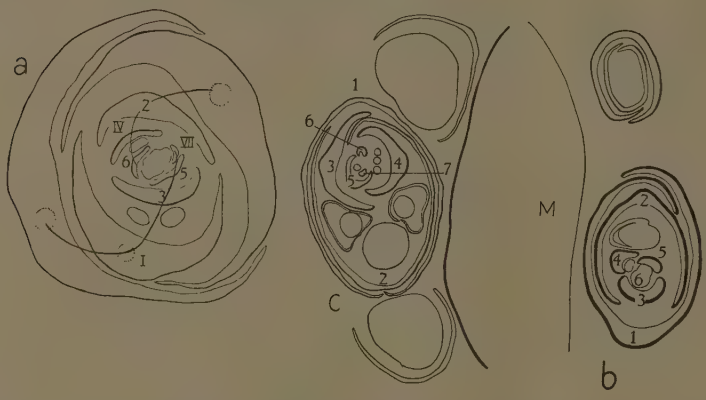



Fig. 1 a. Vallisneria spiralis. Querschnitt eines älteren Sprosses. b Hydrocharis morsus ranae. Querschnitt eines Achselsprosses. *M* Mutterachse. Jedes 2. Blatt fertil. c Hydromistria. Querschnitt.

Ebenso ist es bei Najas mikrodon (Fig. 19 a, b), bei der aber Koppelung von je einem fertilen mit einem sterilen Blatt in Paare stattfindet.

## Die Blattstellung der Achselsprosse

zweizeilig gebauter Monokotylen läßt sich unterscheiden als:

### 1. Mediane Distichie.

Als Beispiele können genannt werden: Zingiber cassumunar (Fig. 2 a), Kaempferia Gilbertii (Fig. 2 b), Curcuma longa (Fig. 2 c).

### 2. Transversale Distichie.

Diese scheint bei den Monokotylen weit verbreitet zu sein.

In folgender Übersicht wird die von mir näher untersuchte Verbreitung der medianen und transversalen Distichie der Achselsprosse in der rein zweizeilig gebauten Unterfamilie Zingiberoideae der Familie Zingiberaceae wiedergegeben:

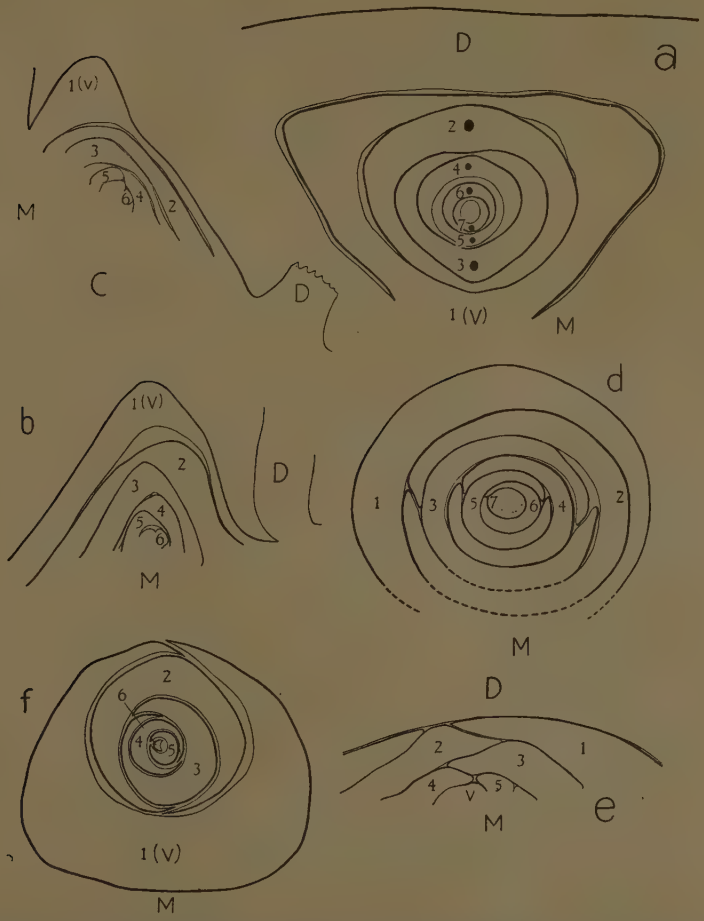



Fig. 2a. Zingiber Cassumunar. Querschnitt eines Achselsprosses. *M* Mutterachse, *D* Deckblatt, *1 (V)* Vorblatt. Vergr. 52. b Kaempfera Gilbertii. Medianer Längsschnitt eines Achselsprosses. *M* Mutterachse, D Deckblatt, *1 (V)* Vorblatt. Vergr. 81. c Curcuma longa. Medianer Längsschnitt eines Achselsprosses. *M* Mutterachse, *D* Deckblatt, *1 (V)* Vorblatt. Vergr. 81. d Amomum granum paradisi. Querschnitt eines Achselsprosses. *M* Mutterachse. Vergr. 79. e Amomum gr. pr. Transversaler Längsschnitt eines Achselsprosses. *M* Mutterachse. *D* Mediane des Deckblattes. Vergr. 154. f Canna indica. Querschnitt eines Achselsprosses. *M* Mutterachse, *1 (V)* Vorblatt des Achselsprosses. Vergr. 27.

Unterfamilie Zingiberoideae [nach Engler (7)]:

| | | | |
|---|---|---|---|
| Hedychieae: | Curcuma longa | mediane | Distichie |
| | Kaempferia Gilbertii | „ | „ |
| | „ pandurata | „ | „ |
| | Hedychium Gardnerianum | „ | „ |
| Globbeae: | Globba marantina | „ | „ |
| Zingibereae: | Zingiber cassumunar | „ | „ |
| | „ Clarkei [nach E. Rüter (18)] | „ | „ |
| | „ officinale | transversale | „ |
| | „ zerumbet | „ | „ |
| | Alpinia officinarum | „ | „ |
| | „ speciosa | „ | „ |
| | Amomum granum paradisi | „ | „ |
| | Aframomum sp. | „ | „ |
| | Elettaria cardamomum | „ | „ |

Während die Hedychieae und Globbeae bloß mediane Distichie aufweisen, haben die Zingibereae bis auf die Gattung Zingiber ausschließlich transversale Distichie. In der Gattung Zingiber kommen merkwürdigerweise neben Vertretern mit transversaler Distichie auch solche mit medianer vor (Z. cassumunar und Z. Clarkei).

Über die Verbreitung der transversalen Distichie bei den Achselsprossen der Gramineen habe ich vorläufig einige Stichproben angestellt, die positiv ausgefallen sind, so z. B. bei Alopecurus myosuroides, Hordeum bulbosum, Elymus virginicus, Poa palustris, Calamagrostis Epigeios, Secale montanum, Koeleria gracilis, Stipa lagascae.

Es verdient besonderer Beachtung, daß in allen Fällen transversaler Distichie der vegetativen Achselsprosse kein einwandfreies adossiertes Vorblatt gefunden werden konnte; es war entweder gar keins vorhanden, wie z. B. bei Amomum granum paradisi (Fig. 2 d, e) und allen übrigen untersuchten Zingibereen laut obiger Aufstellung, oder aber ein zweikieliges Doppelblatt, das als aus zwei verwachsenen transversal stehenden Blättern aufzufassen ist, wie bei den Gramineen.

### 3. Ursprünglich, mediane, sekundär transversale Distichie.

Hierfür bietet ein interessantes Beispiel Canna indica. Wie aus der Fig. 2 f zu ersehen, stehen die beiden ersten Blätter des vegetativen Achselsprosses in der Medianebene des Deckblattes genau einander gegenüber. Schon mit dem dritten Blatt setzt aber eine „Drehung" ein, die in allen untersuchten Fällen in derselben Richtung stattfand. Dieses wird schon von A. Braun 1835 (2) als seltene Ausnahme angeführt. Es wird auf spirotrophem Wege mit dem fünften oder sechsten Blatt aus der medianen die transversale Distichie erreicht.

### 4. Schräge Distichie.

Bei Maranta arundinacea ist es nicht ohne weiteres festzustellen, ob die Distichie der vegetativen Achselsprosse aus medianer oder transversaler

abzuleiten ist. Die mediane Distichie scheint auf den ersten Blick wahrscheinlicher (Fig. 3 $a_1$ und $a_2$); gegen die mediane Distichie spricht aber die Doppelkieligkeit des Vorblattes, das aus zwei transversalen Blättern entstanden sein kann.

### 5. Spirotrophe Distichie aus medianer.

Während bei Canna indica die Spirotrophie mit dem Erreichen der transversalen Distichie Halt zu machen scheint, wird in vielen

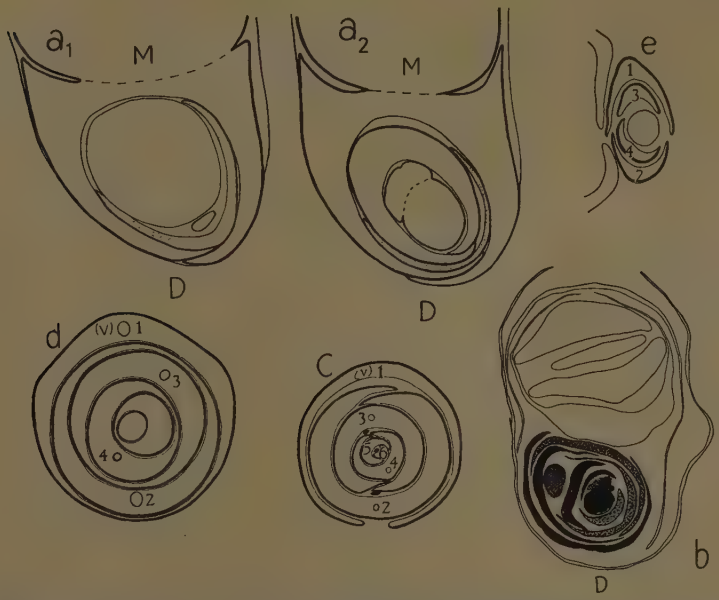



Fig. 3 $a_1$, $a_2$. Maranta arundinacea. Querschnitte eines Achselsprosses aus derselben Serie, $a_1$ tief geführt, $a_2$ höher. *M* Mutterachse, *D* Deckblattseite. Vergr. 128. b Vallisneria spiralis. Querschnitt. c Cryptocoryne (Fam. Araceae). Querschnitt eines Achselsprosses. *(V) 1* Vorblatt. d Luzula spec. Querschnitt eines Achselsprosses. *(V) 1* Vorblatt. e Stratiotes aloides. Querschnitt eines Achselsprosses.

Fällen echte Spiralstellung erreicht, so z. B. bei Vallisneria spiralis (Fig. 3 b), Cryptocoryne (Fig. 3 c), Luzula spec. (Fig. 3 d).

Vallisneria spiralis ist insofern bemerkenswert, als die vegetativen Achselsprosse kein adossiertes Vorblatt aufweisen: wie bereits von E. Rüter (18) richtig angegeben, steht das erste Blatt auf der Seite des Deckblattes. Von dem sonst für Vallisneria spiralis gültigen Schema der Alternanz der fertilen und sterilen Blätter — fertil, steril, steril, fertil — weichen die Verhältnisse am Achselsproß insofern ab, als auf das erste fertile Blatt erst das fünfte wieder fertil ist.

### 6. Spirotrophe Distichie aus transversaler.

Beispiele für dieses verbreitete Verhalten bieten: Stratiotes aloides (Fig. 3e), Hydrocharis morsus ranae (Fig. 1b), Hydromistria (Fig. 1c), Costus (Fig. 4c, d, 5, 6).

Auch bei spirotropher Distichie aus transversaler habe ich kein adossiertes Vorblatt angetroffen, oder aber ein zweikieliges Doppelgebilde, das als aus zwei transversalen verwachsenen Blättern bestehend angesehen werden muß.

## Die Blattstellung der Costoideen.

Die zweizeilige Natur der Costus-Blattstellung läßt sich nachweisen sowohl an Keimpflanzen, als auch an jedem Achselsproß.

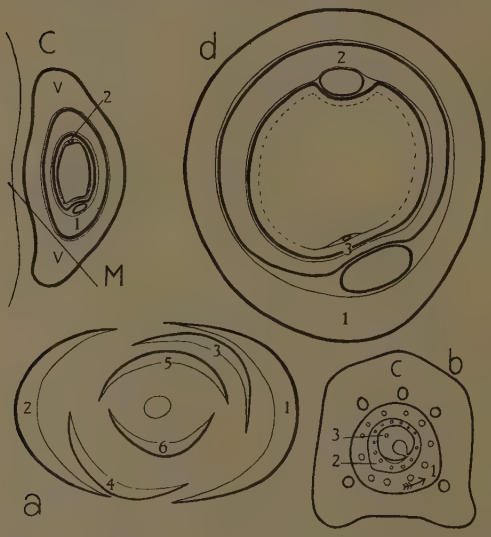



Fig. 4a. Costus spec. Schema der Blattstellung einer Keimpflanze. b Costus spec. Querschnitt einer Keimpflanze. *C* Kotyledon. *1, 2, 3* die ersten 3 Blätter. Vergr. 27. c Costus speciosus. Querschnitt eines jungen Achselsprosses. *VV* Vorblätter (Mikrotomschnitt). d Costus speciosus. Querschnitt eines etwas älteren Achselsprosses. Die Vorblätter abpräpariert. *1, 2, 3* die ersten 3 Blätter (Mikrotomschnitt.)

Fig. 4a gibt das Schema der Blattstellung einer Costus-Keimpflanze wieder (die Spezies ist unbekannt), deren spirotrophe Distichie ohne weiteres zu erkennen ist. Fig. 4b stellt einen Querschnitt durch die Keimpflanze einer anderen Costus-Spezies dar (spec. ebenfalls unbekannt): auf den Kotyledon C folgt das erste Blatt, das demselben nicht genau gegenüber steht, sondern in der Richtung des Pfeiles verschoben ist; das Blatt 2 ist in derselben Richtung aus der zu erwartenden Stellung (Blatt 1 gegenüber) verschoben und hat sich Blatt 1 noch stärker genähert.

Fig. 4c und 4d stellen Querschnitte von Achselsprossen von Costus speciosus dar, die die transversale Distichie deutlich erkennen lassen.

In allen von mir untersuchten Fällen konnte ich feststellen, daß die Achselsprosse an den oberirdischen Costus-Sprossen stets genau in

der Medianebene des Deckblattes stehen (C. speciosus, C. spicatus, C. Lucanusianus, C. niveus, C. spec.).

Diese Tatsache gibt ein sicheres Mittel zur Bestimmung der Deckblattmediane, da der Querschnitt der stengelumfassenden Blattscheide sonst keinerlei Anhaltspunkte für die Bestimmung der Blattstellung bietet.

Die früh und stark ausgeprägte spirotrophe Entwicklung setzt bei den Achselsprossen der Costoideen unmittelbar an die transversale Distichie an. Auf die beiden verwachsenen lateralen Vorblätter, die steril sind, folgen fertile Hochblätter und dann Laubblätter. Dieses konnte bei C. speciosus, C. spicatus, C. Lucanusianus, C. niveus und einer C. spec. nachgewiesen werden (Fig. 5)[1].

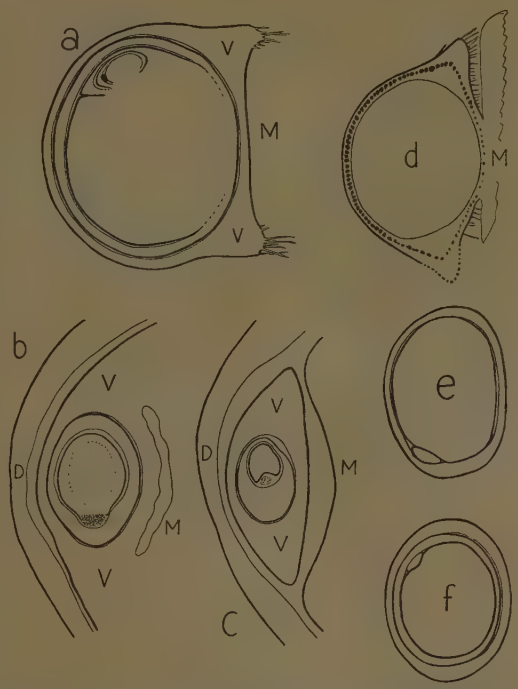



Fig. 5a. Costus spec. Querschnitt eines Achselsprosses. *M* Mutterachse, *VV* das, resp. die Vorblätter. Vergr. 19. b Costus spec. Querschnitt eines jungen Achselsprosses. *D* Deckblatt, *M* Mutterachse, *VV* die Vorblätter. (Mikrotomschnitt.) Vergr. 79. c wie b. d Costus spec. Querschnitt eines Achselsprosses. (Entwicklungsstadium zwischen demjenigen in a und b.) Vergr. 19. e und f Querschnitte desselben Achselsprosses wie in Fig. 5d, höher geführt. Vergr. 19.

Eine von Geheimrat v. Goebel aus Java mitgebrachte Costus-Art zeichnet sich dadurch aus, daß sie am Sproßgipfel Achselsprosse entwickelt. Diese boten günstiges Untersuchungsmaterial (Fig. 7a).

1) Wie aus Fig. 5b zu ersehen, steht das erste Hochblatt ursprünglich genau zwischen Deckblatt und Mutterachse; in C ist derselbe Achselsproß hoch getroffen; e veranschaulicht das Stellungsverhältnis des ersten Hochblattes zur Mutterachse, f — des zweiten Hochblattes (Mutterachse rechts, wie in d): die Blätter sind aus der ursprünglich genau transversalen Lage durch ungleiches Dickenwachstum der Sproßachse sekundär verschoben worden. Vgl. Fig. 4c, d.

Das Zustandekommen der scheinbar einzeilig gewundenen Blattstellung aus zwei gewundenen Zeilen läßt sich entwicklungsgeschichtlich an jedem Achselsproß nachweisen (Fig. 5, 6).

Die Einzelheiten ergeben sich aus den Erklärungen zu den Figuren. Es soll hier nur ergänzend bemerkt werden, daß Fig. 6 d nach einem relativ dicken Schnitt gezeichnet werden mußte, da dünne Schnitte nicht mehrere Blätter in ihrer Stellung erkennen lassen. Die Blattstellung war in der Ansicht von unten besser zu sehen. Das Blatt 6 in Fig. 6 d hat nicht die zu erwartende Stellung. Dieses kann auf einer gewissen Ungenauigkeit beruhen, die beim Betrachten des mit Chloralhydrat aufgehellten, relativ dicken Schnittes unterlaufen sein könnte; es kann aber auch den Verhältnissen richtig entsprechen, müßte dann eine Umkehrung der Blattstellung bedeuten (wie weiter unten ausgeführt).

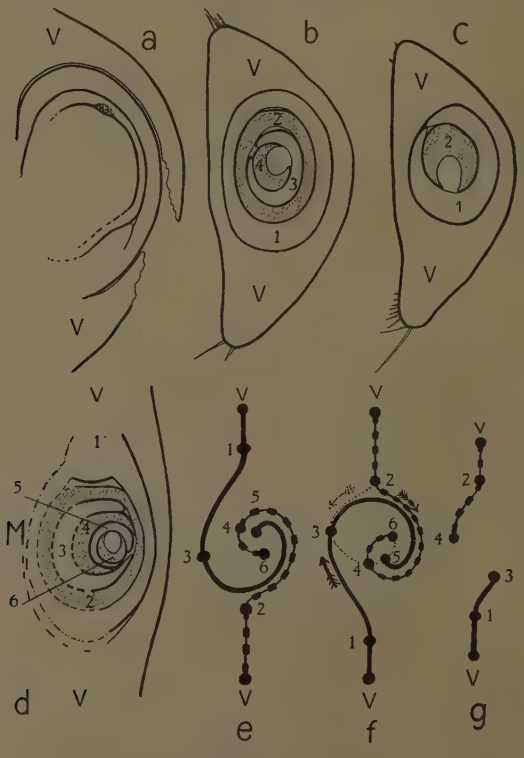
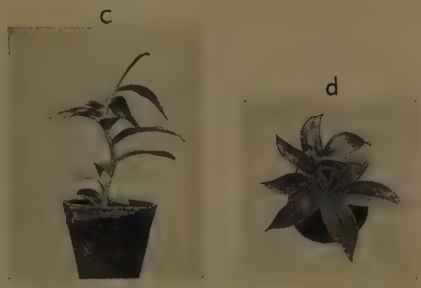



Fig. 6 a—c. Costus spec. Drei Querschnitte desselben Achselsprosses. a tief geführt, b höher, c in höchster Lage. *VV* Vorblätter; *1*, *2*, *3* und *4* die 4 ersten Blätter. Vergr. 52. d Costus spec. Querschnitt eines Achselsprosses (in der Ansicht von unten gezeichnet). *VV* Vorblätter. *1—6* die ersten sechs Blätter. *M* Mutterachse. Vergr. 79. e Darstellung des Verlaufes der beiden Schrägzeilen in Projektion. *VV*, *1*, *2*, *3*, *4*, *5* und *6* entsprechen den Blättern in d. f Dieselbe Darstellung des Verlaufes der beiden Schrägzeilen wie in e, aber in Oberansicht, bei unveränderter Lage der Mutterachse *M*. Die punktierte Schrägzeile von *2—6* gibt die augenfällige, scheinbar einzeilig gewundene Blattstellung wieder, deren Richtung der spirotrophen Entwicklung entgegengesetzt ist. g Darstellung des Verlaufes der beiden Schrägzeilen des Achselsprosses in b. *VV*, *1*, *2*, *3* und *4* wie in b. In derselben Lage in bezug auf die Mutterachse gezeichnet wie f.

## Richtung der Spirotrophie der Achselsprosse.

Aus Fig. 6f und Fig. 6g ist zu ersehen, daß von den vier möglichen Fällen in den dargestellten zwei verschiedene verwirklicht sind: in Fig. 6f werden die beiden Zeilen im Sinne des Uhrzeigers aus den geraden Bahnen abgelenkt, in Fig. 6g — umgekehrt; dabei führt im ersten Falle die Zeile 1, 3, 5 (vom ersten fertilen Blatt gerechnet) nach

Fig. 7a. Costus spec. $B_0$ Deckblatt vom Achselsproß $A_0$, $B_1$ Deckblatt vom Achselsproß $A_1$, $B_2$ Deckblatt vom Achselsproß $A_2$. Photographie. b Costus speciosus. Blätter des Sprosses, dessen Blattstellung in Fig. 15 dargestellt ist: in der unteren Reihe (bis 29) ist die Kathode links, in der oberen Reihe (von Blatt 30 an) rechts, entsprechend der Richtung der Spirotrophie. (Die Blätter 27 und 28 sind durch Verletzung nicht normal, ebenso 34.) Photographie. c Costus spec. Photographie. d Costus spec. Photographie. Dieselbe Pflanze wie Fig. 7c von oben.




der Mutterachse, im zweiten Falle die Zeile 2, 4 nach der Mutterachse. Möglich wären noch die spiegelbildlichen Stellungen in bezug auf die Mutterachse.

Wie die einzeilige Blattstellung 2, 3, 4, 5, 6 in Fig. 6f aus den beiden Zeilen resultiert, gibt der punktierte Pfeil an.

Die einzeilig gewundene Blattstellung der Costoideen ist somit der sie bedingenden Spirotrophie entgegengesetzt gerichtet.

E. Rüter (1918, 18) nimmt für die Achselsprosse einer untersuchten Costus-Art mediane Distichie an. Entwicklungsgeschichtlich läßt sich aber transversale Distichie an den Achselsprossen der oben angeführten Costus-Arten nachweisen. Die Angaben von E. Rüter lassen sich auf unberücksichtigte sekundäre Verschiebungen der Blattmedianen, durch Anschwellung des basalen Teiles der Achselsprosse bedingt, zurückführen. Fig. 7a stellt eine Photographie eines Sprosses der schon erwähnten Costus spec., die ich genauer entwicklungsgeschichtlich untersucht habe, dar. Die Laubblätter haben stark entwickelte, stengelumfassende Scheiden. Der Achselsproß sitzt am Knoten, während die Spreite des entsprechenden Deckblattes bedeutend höher am Sproß der Scheide aufsitzt. Die Achselsprosse $A_1$ und $A_2$ weisen an der

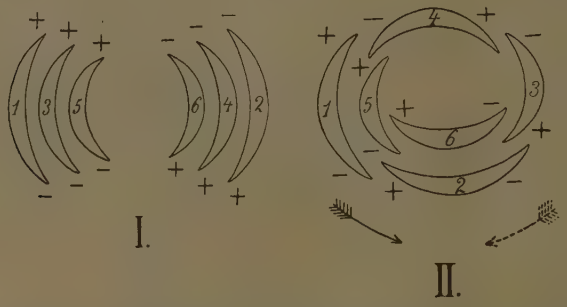



Fig. 8. Schema für den Zusammenhang zwischen Blattasymmetrie und Sproßachsendrehung bei Costus: *I* zweizeilig gedacht, *II* nach der Drehung. Aus: Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung von K. Goebel, Jena 1920, S. 217.

Basis eine charakteristische keulenförmige Anschwellung auf. Bei den anderen Costus-Arten ist diese Anschwellung der Basis nicht so stark ausgeprägt, aber doch auch vorhanden, wie z. B. bei C. speciosus in Fig. 4d.

Fig. 5a stellt einen Querschnitt dar, aus dem diese Tatsache ebenfalls einleuchtet. Fig. 5b zeigt hingegen ein junges Stadium mit den zwei genau transversal stehenden ersten, auf die Vorblätter folgenden Blättern. In den Fig. 5d, e, f sind die Zwischenstadien abgebildet.

In der lateralen Stellung der ersten Blätter der Achselsprosse zeigen die Costoideen deutliche Anlehnung an die Zingibereen (Amomum gr. paradisici, Alpinia officinarum und speciosa, Elettaria cardamomum, Zingiber officinale und zerumbet).

Goebel (1920, 10) hat die wahre Natur der eigenartigen Costus-Blattstellung schon vor Jahren richtig erkannt und durch ein Schema 1920 klargelegt (Fig. 8).

Hirmer (1922, 13) hat sich zu einer abweichenden Auffassung veranlaßt gesehen: er nimmt an, 1) daß die Costoideen von der zweizeiligen Blattstellung ausgegangen seien und ferner, 2) daß durch „Ausschaltung" einer Zeile bloß eine einzige spirotrophe Blattzeile nachgeblieben sei; es ergibt sich somit eine Gestaltung, die rein äußerlich einer halben Gasteria-Pflanze entsprechen würde.

Wie oben gezeigt wurde, hat sich die Richtigkeit der ersten Annahme entwicklungsgeschichtlich beweisen lassen (die zweizeilige Natur der Costus-Blattstellung).

Die zweite Annahme, betr. die Ausschaltung einer Zeile, widerspricht der Beobachtung. Daher ist die Aufstellung der Blattstellungskategorie „Stellungen mit Sektorausschaltung: Ausschaltung einer Blattzeile", für die als einziges Beispiel die „gedrehte Monostichie" der Costoideen angeführt wird, unbegründet (Hirmer, 1922, 13, S. 56).

A. Braun, (1831, 1), Hofmeister (1868, 14), Schumann (1892, 23) führen an, daß die Blattstellung der Costoideen anfangs oft $^1/_3$, dann $^1/_4$, $^1/_6$ und am ausgebildeten Sproß $^1/_9$ bis $^1/_{12}$ sei. Wollte man mit Hirmer die Blattstellung der Costoideen als einzeilig gewunden auffassen, so müßte man das umgekehrte Verhalten erwarten: Ausgangsstellung $^1/_{12}$ und — Hand in Hand mit der stärker ausgeprägten Spirotrophie — $^1/_9$, $^1/_6$, $^1/_4$ bis $^1/_3$, da die Asymmetrie sich mit der ontogenetischen Entwicklung steigert.

## Der Costus-Vegetationspunkt.

Hofmeisters Abbildung in „Allgemeine Morphologie der Gewächse", Fig. 135, S. 499, bezieht sich auf eine Costus-Infloreszenz[1]). Hofmeister selbst vermutete aber, einen vegetativen Vegetationspunkt vor sich zu haben. Die Zeichnung gibt das Bild vollkommen richtig wieder. Schumanns Beanstandung (23, S. 40) beruht auf diesem Irrtum: Fig. 9a gibt den Vegetationspunkt der Infloreszenz von Costus spicatus wieder, während Fig. 9b den vegetativen Vegetationspunkt derselben Spezies bei derselben Vergrößerung darstellt. Der Unterschied fällt ohne weiteres auf: in Fig. 9a sieht man den bloßgelegten Vegetationspunkt mit 6 Blattanlagen, in der Achsel von Blatt 1

1) Noch vor Feststellung dieser Tatsache sprach Goebel 1929 die Mutmaßung aus, daß Hofmeister wohl einen Infloreszenz-Vegetationspunkt für einen vegetativen Scheitel gehalten haben dürfte.

und 2 die Achselsprosse (Blüten) als Anschwellung angedeutet; in Fig. 9b ist kaum etwas vom Vegetationspunkt unmittelbar zu sehen, da er von den zwei jüngsten Blättern fast ganz verdeckt ist; die Blätter in Fig. 9a geben Hochblätter ohne Spreite ab, während in Fig. 9b 1 und 2 zwei Laubblattanlagen sind.

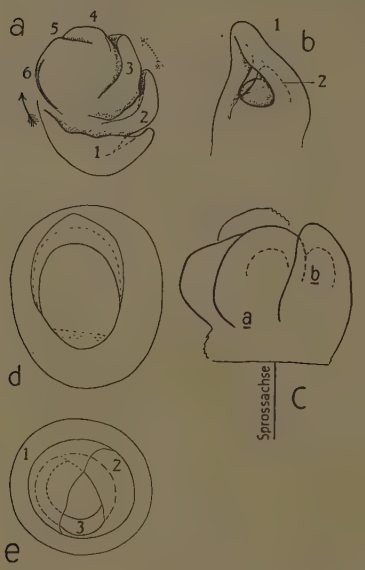



Fig. 9a. Costus spicatus. Frei präparierter Infloreszenz-Vegetationspunkt mit 1—6 Hochblättern, in deren Achseln die Blüten sich entwickeln. Vergr. 79. b Costus spicatus. Frei präparierter vegetativer Vegetationspunkt mit 2 Blattanlagen 1 und 2. Vergr. 79. c Costus spicatus. Infloreszenz. Flächenansicht eines Hochblattes von der Unterseite mit durchscheinender Blütenanlage (punktiert): die kathodische Blatthälfte b liegt höher am Sproß als die anodische a. Vergr. 128. d Costus speciosus. Querschnitt des Vegetationspunktes eines Achselsprosses mit 2 Blattanlagen. Mikrotomschnitt. e Costus Malorthieanus. Querschnitt eines älteren Vegetationspunktes mit 3 Blattanlagen *1*, *2* und *3*. (Mikrotomschnitt.)

Die Hochblätter der Costus-Infloreszenz sitzen schräg an der Sproßachse, indem die in bezug auf die einzeilige Blattstellung kathodische Blatthälfte höher ist als die anodische (Fig. 9c). Es folgt also die kathodische Blatthälfte in der Richtung der Spirotrophie dem wachsenden Gewebe.

Der Querschnitt eines jungen Achselsproß-Vegetationspunktes ist oval, eines älteren Vegetationspunktes kreisrund, entsprechend dem anfangs relativ symmetrischen und später asymmetrischen Wachstum (Fig. 9d, e).

Am Querschnitt der Infloreszenz von Costus spicatus ist es zu erkennen, daß die Entwicklungsrichtung des Gewebes derjenigen der Blattstellung entgegengesetzt ist. Dieses wäre ein direkter histologischer Hinweis auf die Spirotrophie (Mikrophotographien in den Fig. 10a—h)[1]).

Diese Tatsache ist bloß dann zu erkennen, wenn der Querschnitt die Verbindungsstelle von Achselsproß und Mutterachse enthält. In Fig. 10c, d ist die Zone angegeben, die in den Fig. 10e, g im Querschnitt abgebildet ist. Für den Vergleich sind in den Fig. 10f, h die entsprechenden Nachbarschnitte ab-

1) Goebel hat schon 1913 die Vermutung geäußert, daß das Gewebe des Costus-Vegetationspunktes die spirotrophe Entwicklung erkennen lassen müßte.

gebildet, in denen die spirotrophe Anordnung der Zellen nicht zu erkennen ist. Fig. 10b gibt den Längsschnitt eines vegetativen Vegetationspunktes wieder, Fig. 10a bei derselben Vergrößerung denjenigen eines reproduktiven Scheitels. (Vgl. Nachtrag!)

Die spirotrophe Entwicklung des Costus-Sprosses beruht auf asymmetrischem Wachstum des Sproß-Scheitels; das jeweils nächste Blatt erscheint als aus der zu erwartenden Lage „verschoben" (Fig. 11a, b). Die Einzelheiten ergeben sich aus den Erklärungen zu den schematischen Figuren. In Übereinstimmung mit diesen beiden Schemen ist auch dasjenige in Fig. 11c abgebildete, das die gegenseitigen Beziehungen zwischen der Gestalt des Vegetationspunktes, der Blattstellung und der Entwicklungsrichtung des Gewebes verdeutlicht. Dieses Schema ist nach der Mikrophotographie in Fig. 10g hergestellt.

Die schematische Darstellung für das Zustandekommen der „gedrehten" zweizeiligen Organstellung aus Orthodistichie nach Hirmer (1922, 13, S. 27, Fig. 46) entspricht allen den Fällen, in denen Blattasymmetrie mit geförderter Kathode die spirotrophe Entwicklung der Sproßachse begleitet, z. B. bei Aloe- und Cordyline-Arten u. a. m.

Spirotroph sind aber noch zahlreiche Formen, deren Blätter, jedenfalls die Blattspreiten, symmetrisch gebaut sind (alle Agaven u. a. m.). Die Förderung der kathodischen Blatthälfte kann also unterbleiben. Die Art der spirotrophen Entwicklung auch in diesen Fällen wird durch die Fig. 11a, b illustriert (der Stärkegrad der Spirotrophie ist dabei unwesentlich).

Hirmer erklärt die asymmetrischen Wachstumsvorgänge im Vegetationspunkt als durch eine „Sektoreinschaltung", resp. beim Costus durch eine „Sektorausschaltung" hervorgerufen. Schuepp (1928, 22) scheint die Sektorausschaltung bei Costus, oder wenigstens den Ausfall einer Zeile, als erwiesen zu betrachten. Wie man sich einen derartigen Vorgang vorstellen soll, führt auch er nicht näher aus. Der Ausdruck „Sektoreinschaltung" ist ihm hingegen zu unmathematisch, da der Kreisumfang immer 360° ausmache und eine „Sektoreinschaltung" daher nicht gut möglich sei.

Der bildliche Ausdruck „Sektoreinschaltung" ruft den Eindruck hervor, als werde zwischen die bereits vorhandenen Sektoren X nachträglich ein Sektor eingeschaltet, es entstünden also X plus 1 Sektoren im gegebenen Sproßquerschnitt. In Wirklichkeit entwickeln sich die vorhandenen Gewebeelemente ungleich (Fig. 11a, b). Der Ausdruck „Sektoreinschaltung" gibt also nicht den wirklichen Entwicklungs-

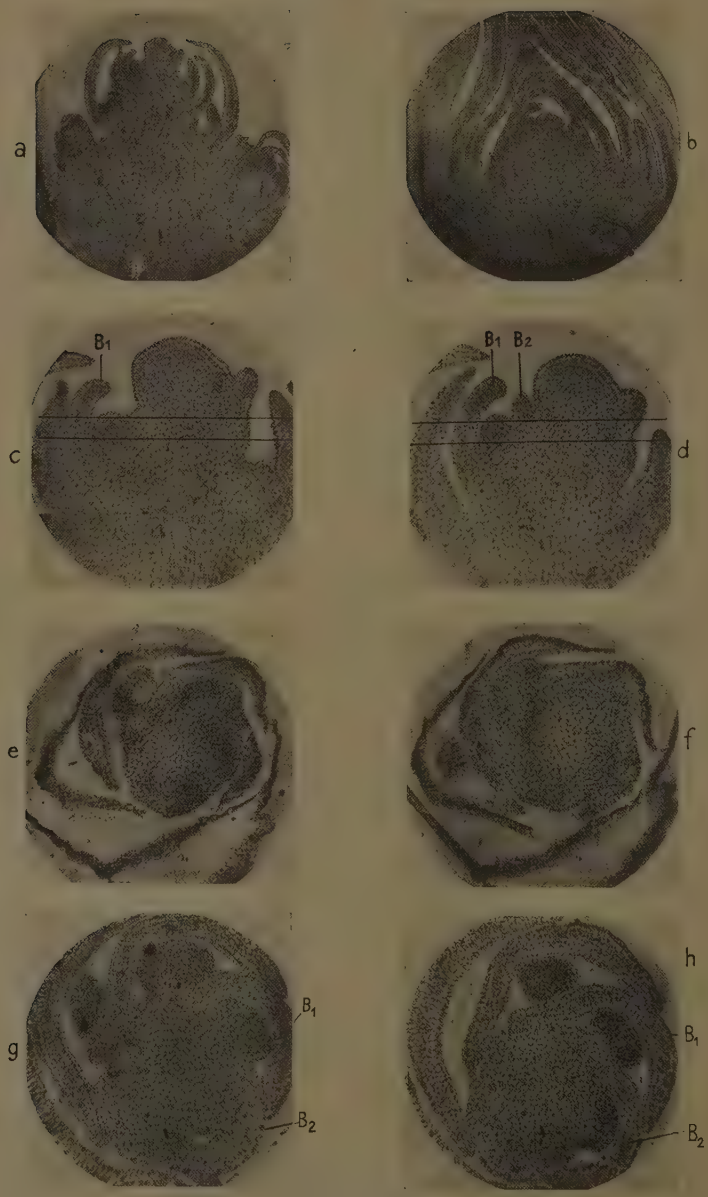



Fig. 10. Erklärung nebenstehend.

vorgang wieder, ist also nicht nur unmathematisch, sondern auch unorganogenetisch und daher irreführend.

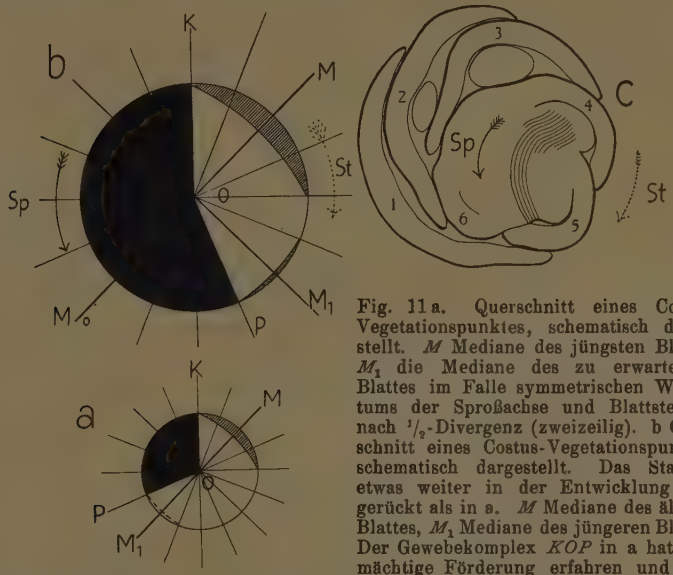



Fig. 11a. Querschnitt eines Costus-Vegetationspunktes, schematisch dargestellt. *M* Mediane des jüngsten Blattes. $M_1$ die Mediane des zu erwartenden Blattes im Falle symmetrischen Wachstums der Sproßachse und Blattstellung nach $^1/_2$-Divergenz (zweizeilig). b Querschnitt eines Costus-Vegetationspunktes, schematisch dargestellt. Das Stadium etwas weiter in der Entwicklung vorgerückt als in a. *M* Mediane des älteren Blattes, $M_1$ Mediane des jüngeren Blattes. Der Gewebekomplex *KOP* in a hat eine mächtige Förderung erfahren und entspricht demjenigen von *KOP* in b, wodurch das jüngste Blatt um 90° verschoben zu sein scheint. Der Pfeil *Sp* gibt die Richtung der Spirotrophie wieder, *St* der sich ergebenden einzeilig gewundenen Blattstellung. c Costus spicatus. Schematische Zeichnung des Querschnittes nach der Mikrophotographie Fig. 10g. Pfeil *St* gibt die Blattstellung, Pfeil *Sp* die Richtung der Spirotrophie an. In der Achsel des Blattes 4 wird durch schräge Linien die Entwicklungsrichtung des Gewebes angedeutet. Blatt 4 und 5 entsprechen $B_1$ und $B_2$ in Fig. 10 g, h.

## Das Rhizom.

Fig. 12a gibt das Rhizom von Costus speciosus wieder. Das Rhizom ist ein Sympodium. Es zeigt in seinen Grundzügen volle Übereinstimmung mit den bereits behandelten oberirdischen Sproßen: 1, 2, 3, 4 sind relative Hauptsprosse, dabei ist 2 der erste Achselsproß von 1, an dem in der Achsel des ersten fertilen Blattes IB der das Rhizom horizontal weiter fortsetzende Achselsproß 3 steht; $A_2$ ist jeweils

Fig. 10a. Costus spicatus. Infloreszenz, Längsschnitt. Vergr. 66. (Mikrophotographie.) b Costus spicatus. Vegetativer Vegetationspunkt. Längsschnitt. Vergr. 66. (Mikrophotographie.) c und d Costus spicatus. Infloreszenz-Längsschnitte. Vergr. 290. (Mikrophotographie.) e und f C. spicatus. Infloreszenz. Zwei benachbarte Querschnitte. Vergr. 290. (Mikrophotographie.) g und h C. spicatus. Infloreszenz. Zwei Querschnitte, g tiefer als h. Vergr. 290. (Mikrophotographie.)

der Achselsproß des zweiten fertilen Blattes IIB. Die transversale Distichie, die sich in der lateralen Stellung der beiden ersten fertilen Blätter ausdrückt, gibt der Rhizomgestaltung den entsprechenden Charakter. Jeweils der erste Achselsproß setzt immer zunächst das Rhizom in horizontaler Richtung fort, um sich nach entsprechender Entwicklung nach oben zu krümmen. Dieser Vorgang wiederholt sich mit jedem ersten Achselsproß.

## Richtung der Spirotrophie der Hauptsprosse.

In der Fig. 12a ist die Richtung der einzeiligen Blattstellung der Sprosse 2 und 3 durch eine Spirallinie angegeben. In diesem Falle ist also der Achselsproß 3 antidrom in bezug auf den Hauptsproß 2. Dieses scheint beim Rhizom von Costus speciosus gewöhnlich der Fall zu sein.

Die in den Fig. 5, 6, 7a behandelte Costus-Art bot mir an verschiedenen Exemplaren Gelegenheit zu folgenden Feststellungen:

| | | | (von oben betrachtet) |
|---|---|---|---|
| 1. | Blattstellung | des Muttersprosses . . . . . | mit dem Uhrzeiger |
| | „ | von drei aufeinanderfolgenden Achselsprossen | gegen den „ |
| 2. | „ | des Muttersprosses . . . . . | mit dem „ |
| | „ | eines Achselsprosses auch . . . . . | „ „ „ |
| 3. | „ | des Muttersprosses . . . . . | „ „ „ |
| | „ | von drei aufeinanderfolg. Achselsprossen auch | „ „ „ |
| 4. | „ | des Muttersprosses . . . . . | „ „ „ |
| | „ | „ 1. Achselsprosses . . . . . | gegen den „ |
| | „ | „ 2. „ . . . . . | mit dem „ |
| | „ | „ 3. „ . . . . . | gegen den „ |

Diese Kombinationen erschöpfen so ziemlich alle Möglichkeiten. Es konnte beobachtet werden, daß in Knospenlage die anodische Blatthälfte immer über der kathodischen liegt. In Widerspruch damit zeigte der Knospenquerschnitt des Sprosses 2 in Fig. 12a dieselbe Lagerung der Blatthälften wie derjenige des Sprosses 3.

Die nähere Untersuchung der Sprosse 2 und 3 ergab die Feststellung der

## Umkehrung der Blattstellung.

Fig. 13 gibt das Diagramm der Blattstellung vom Sproß 2 in Fig. 12a wieder[1]). Für diesen Zweck wurden alle Blätter (mit den Scheiden) abpräpariert und die Blattstellung nach den vorhandenen Achselknospen bestimmt. Selbstverständlich kann von einer mathematischen Genauig-

1) In den Fig. 13, 14, 15 und 17 sind die konzentrischen Kreise nach Eintragung der Blattstellung ausradiert und die betreffenden Punkte mit den entsprechenden ausgezogenen und gestrichelten Linien verbunden worden.

keit nicht die Rede sein, da der etwa 2 Meter lange Sproß in mehrere Stücke zerschnitten werden mußte und die gegenseitige Lagerung der Knospen nach Augenmaß auf dem Papier fixiert wurde. Kleinere Fehler sind aber für unsere Zwecke unwesentlich, da die charakteristischen Züge der Blattstellung erfaßt werden konnten. Die Sprosse von Costus speciosus sind in der Regel sehr schwach gewunden und kaum gedreht (Fig. 20b). Daher kann ich Schumann (1892, 23, S. 4) nicht Recht geben, wenn er meint, man könne die Blattstellung der Costussprosse nicht genau feststellen. Die einzelnen Costus-Arten sind darin sehr verschieden, sogar die einzelnen Sproßabschnitte (man vgl. die Fig. 21 A, B, C).

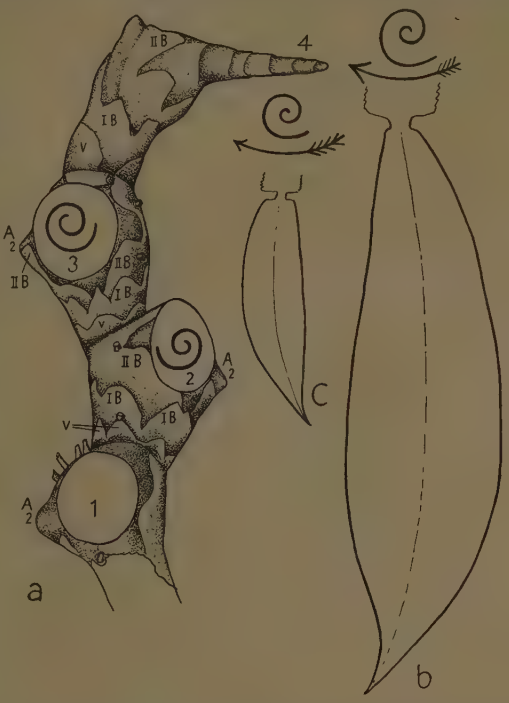



Fig. 12a. Costus speciosus. Rhizom. *1, 2, 3* und *4* oberirdische Sprosse, *V* Vorblätter, *IB* erstes Blatt und *IIB* zweites Blatt eines Achselsprosses. $A_2$ Achselsproß des zweiten fertilen Achselsproßblattes. b Costus speciosus. Laubblatt in normaler Lage in bezug auf die durch den Pfeil und die Spirale angedeutete Blattstellung. c Schema der Blätter 46—52 und ihrer Lage in bezug auf die durch den Pfeil und die Spirale angedeutete Blattstellung.

Mit 1 ist in Fig. 13 das Blatt IB der Fig. 12a bezeichnet, mit 2 — das Blatt IIB. $A_2$ in Fig. 12a ist somit der Achselsproß des Blattes 2 in Fig. 13. Die Blätter 1, 2 und 3 stehen fast nach $\frac{1}{2}$-Divergenz, 4 und 5 sind schon stark aus der $\frac{1}{2}$-Stellung verschoben; 8 und 9 stehen einander fast gegenüber, ebenso 10 und 11; von 14 an ist die Spirotrophie bedeutend stärker, die Blattstellung ist schon $^1/_4$; zwischen 18 und 23 $^1/_5$; zwischen 23 und 29 $^1/_6$. Die Blätter 31 und 32 hatten keine Achselknospen. Von

Blatt 36 an war die Blattstellung umgekehrt gerichtet. Die punktierte Linie gibt die Blattstellung an, die ausgezogene und die gestrichelte die beiden Blattzeilen.

Der im Diagramm dargestellte Sproß war 194 cm lang, die sich folgendermaßen auf die einzelnen Internodien verteilen:

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Internodium | zwischen | Blatt | 1 | und | 2 | 0 | cm |
| „ | „ | „ | 2 | „ | 3 | 1,5 | „ |
| „ | „ | „ | 3 | „ | 4 | 3,0 | „ |
| „ | „ | „ | 4 | „ | 5 | 4,0 | „ |
| „ | „ | „ | 5 | „ | 6 | 5,0 | „ |
| „ | „ | „ | 6 | „ | 7 | 5,5 | „ |
| „ | „ | „ | 7 | „ | 8 | 6,5 | „ |
| „ | „ | „ | 8 | „ | 9 | 7,7 | „ |
| „ | „ | „ | 9 | „ | 10 | 7,6 | „ |
| „ | „ | „ | 10 | „ | 11 | 8,9 | „ |
| „ | „ | „ | 11 | „ | 12 | 10,2 | „ |
| „ | „ | „ | 12 | „ | 13 | 8,8 | „ |
| „ | „ | „ | 13 | „ | 14 | 9,3 | „ |
| „ | „ | „ | 14 | „ | 15 | 8,3 | „ |
| „ | „ | „ | 15 | „ | 16 | 7,8 | „ |
| „ | „ | „ | 16 | „ | 17 | 6,8 | „ |
| „ | „ | „ | 17 | „ | 18 | 7,4 | „ |
| „ | „ | „ | 18 | „ | 19 | 6,3 | „ |
| „ | „ | „ | 19 | „ | 20 | 6,5 | „ |
| „ | „ | „ | 20 | „ | 21 | 5,9 | „ |
| „ | „ | „ | 21 | „ | 22 | 6,0 | „ |
| „ | „ | „ | 22 | „ | 23 | 5,8 | „ |
| „ | „ | „ | 23 | „ | 24 | 5,8 | „ |
| „ | „ | „ | 24 | „ | 25 | 5,3 | „ |
| „ | „ | „ | 25 | „ | 26 | 4,3 | „ |
| „ | „ | „ | 26 | „ | 27 | 3,9 | „ |
| „ | „ | „ | 27 | „ | 28 | 3,8 | „ |
| „ | „ | „ | 28 | „ | 29 | 3,8 | „ |
| „ | „ | „ | 29 | „ | 30 | 3,8 | „ |
| „ | „ | „ | 30 | „ | 31 | 5,4 | „ |
| „ | „ | „ | 31 | „ | 32 | 1,0 | „ |
| „ | „ | „ | 32 | „ | 33 | 5,0 | „ |
| „ | „ | „ | 33 | „ | 34 | 2,7 | „ |
| „ | „ | „ | 34 | „ | 35 | 3,1 | „ |
| „ | „ | „ | 35 | „ | 36 | 3,0 | „ |
| „ | „ | „ | 36 | „ | 37 | 2,5 | „ |
| „ | „ | „ | 37 | „ | 38 | 2,0 | „ |
| „ | „ | „ | 38 | „ | 39 | 1,4 | „ |
| „ | „ | „ | 39 | „ | 40 | 1,0 | „ |
| „ | „ | „ | 40 | „ | 41 | 0,5 | „ |
| „ | „ | „ | 41 | „ | 42 | 0,35 | „ |
| „ | „ | „ | 42 | „ | 43 | 0,2 | „ |

Am Knoten 31 war das Blatt abnorm gebaut: es hatte an einer einfachen Scheide zwei Spreiten (Fig. 16a).

Aus obigen Daten ist zu ersehen, daß die Länge der Internodien keine störende Beeinflussung durch die Umkehrung der Blattstellung verrät.

Die nähere Untersuchung der Symmetrieverhältnisse ergab folgendes: bei allen Costoideen ist normal die in bezug auf die Blattstellung kathodische Blatthälfte die geförderte. Dieses Verhalten wird durch die Fig. 12b veranschaulicht, die ein normales Laubblatt in natürlicher Größe wiedergibt und durch den Pfeil die Blattstellung. Eigentlich ist die kathodische Blatthälfte nicht richtig gefördert, sondern unterscheidet sich in ihrer Form von der anodischen, sie erscheint schwertförmig aus-

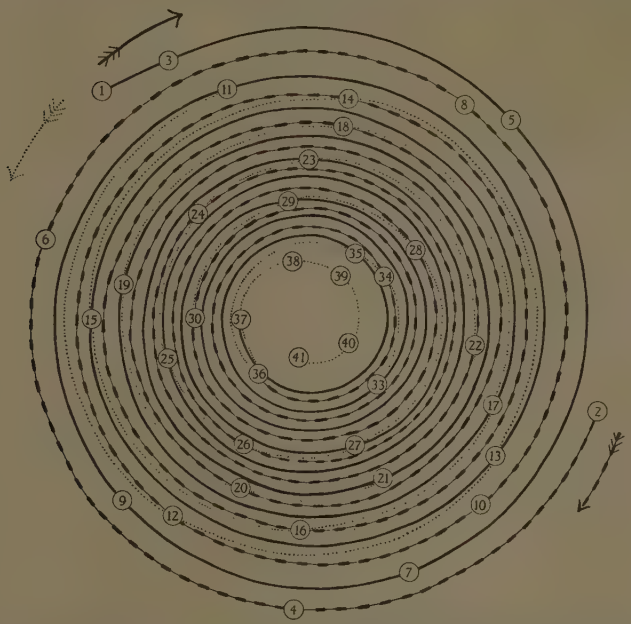



Fig. 13. Diagramm der Blattstellung am Sproß 2 des Rhizoms in Fig. 12a. (Erklärung im Text.)

gebogen (man vgl. die Fig. 7d mit a, b, in 18B). Die Blätter 46—52 entsprechen nun in ihrer Blattasymmetrie der anfänglichen Blattstellung, d. h. es war bei ihnen die — in bezug auf die neue Richtung der Blattstellung — anodische Blatthälfte „gefördert", wie es das Schema in Fig. 12c wiedergibt. (Die Blätter bis 46 sind leider aus Versehen unberücksichtigt abpräpariert worden.)

Die Tatsache, daß die Richtung der Spirotrophie und die Blattgestalt normalerweise stets in einem bestimmten Sinne miteinander ver-

bunden sind, läßt die Annahme berechtigt erscheinen, daß es sich im vorliegenden Falle gar nicht um eine Umkehrung der Blattstellung, oder richtiger — der Spirotrophie, handelt, sondern um eine Überdrehung, die man sich folgendermaßen vorstellen kann. Fig. 14 stellt das Diagramm der Stellung der Blätter 33—41 aus Fig. 13 vergrößert dar. Nach der $^1/_2$-Stellung müßte das Blatt 34 in a stehen; es ist aber in der Richtung des gestrichelten Pfeiles verschoben; das Blatt 35 steht statt in b in der Richtung des ausgezogenen Pfeiles verschoben; Blatt 36

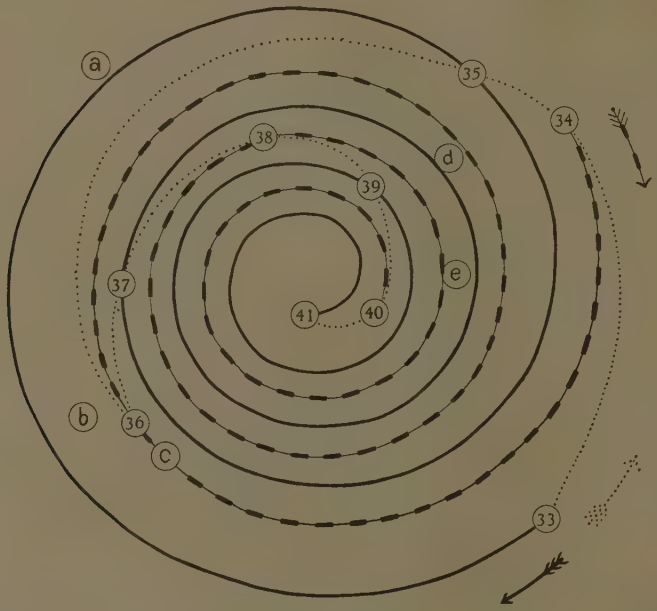



Fig. 14. Diagramm der Stellung der Blätter 33—41 aus Fig. 13, vergrößert dargestellt. (Erklärung im Text.)

steht fast 35 gegenüber, ist von c nur schwach verschoben; Blatt 37 müßte nach der $^1/_2$-Stellung in d stehen; sofern man eine Umkehrung der Richtung im Hinblick auf die Symmetrieverhältnisse der Blätter nicht zulassen möchte, muß man annehmen, daß das Blatt 37 in derselben Richtung von d verschoben ist wie die vorherigen, also über das Blatt 36 hinaus angelegt worden ist. Es ist also dann zwischen Blatt 36 und 37 eine Divergenz anzunehmen, die sich durch den Winkel $180^0 + X$, wobei $X > 180^0$, ausdrücken läßt. Dasselbe

muß dann auch in bezug auf 37 und 38, 38 und 39 usw. angenommen werden — solange die Blattstellung dieselbe Richtung beibehält, und die Blattasymmetrie ihr widerspricht. Nach dieser Auffassung ist also die Umkehrung der Blattstellung eine Folge der ungleich starken Windung der beiden Zeilen.

Es ist aber auch möglich, daß die Richtung der Spirotrophie eine Umkehrung erfahren hat, während die alte Blattasymmetrie noch gewissermaßen nachklingt. Dieses Verhalten konnte ich bei einer später zu besprechenden Cordyline hybrida beobachten.

Fig. 15. Costus speciosus. Diagramm der Blattstellung von Blatt 26—40. *St* (der punktierte Pfeil) gibt die Blattstellung an, der ausgezogene und der gestrichelte Pfeil die Richtung der beiden spirotrophen Zeilen.

Nachdem ich bei Costus speciosus die oben geschilderte Umkehrung der Blattstellung beobachtet hatte, untersuchte ich die im Münchener Botanischen Garten vorhandenen Costoideen. Es wurden daraufhin angesehen:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 15 | Sprosse | von | Costus | Lucanusianus |
| 20 | „ | „ | einer Costus spec. | von Geheimrat von Goebel aus Java 1924 |
| 8 | „ | „ | „ | „ „ „ „ „ „ „ 1925 |
| 10 | „ | „ | Costus | niveus |
| 25 | „ | „ | „ | speciosus |
| 7 | „ | „ | „ | spicatus |

und nur an einem Sproß von C. speciosus konnte wieder die Umkehrung der Blattstellung festgestellt werden.

In Fig. 15 ist die Blattstellung im Diagramm wiedergegeben. Bis zum Blatt 29 war die einzeilige Blattstellung (von oben betrachtet) dem Uhrzeiger entgegengerichtet, von Blatt 30 an bis 48 mit dem Uhrzeiger, der Rest der Blätter war in Knospenlage. Die Beziehungen zwischen Blattasymmetrie und Blattstellung erhellen aus den Fig. 7 b

und 16b: Die Blätter bis 29 inkl. haben die normale Asymmetrie, die Blätter von 30 inkl. an die umgekehrte, die der neuen Richtung der Blattstellung entspricht.

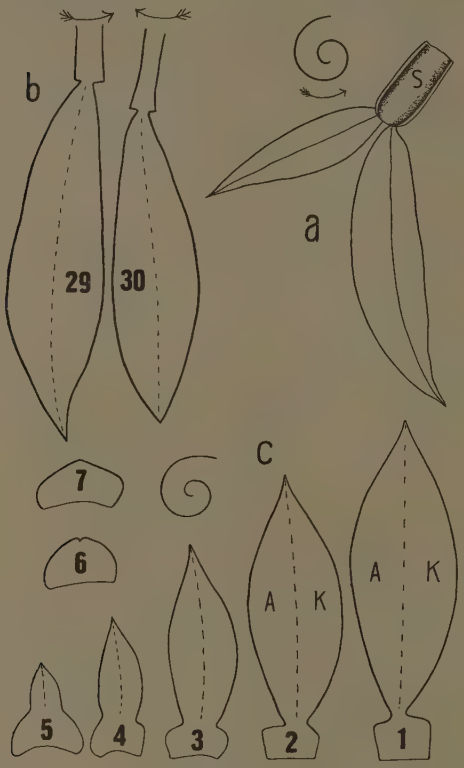



Fig. 16a. Costus speciosus. *S* die einheitliche Blattscheide, an der 2 Spreiten sitzen. Der Pfeil gibt die Blattstellung an. b Costus speciosus. Die Blätter 29 und 30 aus Fig. 7b in bezug auf die Richtung der Blattstellung, die durch die beiden Pfeile angegeben ist. c Costus spicatus. 7 Übergangsblätter von der vegetativen zur reproduktiven Region. *1* Das letzte Laubblatt normaler Größe, *7* Hochblatt, in dessen Achsel eine Blüte steht. Die Blätter 1—5 haben meist normale vegetative Achselsprosse, Blatt 6 entweder keinen Achselsproß oder eine Blüte, selten einen vegetativen Achselsproß.

Es muß also im vorliegenden Falle eine echte Umkehrung der Spirotrophie angenommen werden, die sich sowohl in der Blattstellung als auch in der Blattasymmetrie äußert.

Die Gesamtlänge des Sprosses betrug 235 cm, die einzelnen Internodien:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| zwischen Blatt | 29 | und 30 | 43 | mm |
| | 30 | „ 31 | 5 | „ |
| | 31 | „ 32 | 40 | „ |
| | 32 | „ 33 | 24 | „ |
| | 33 | „ 34 | 0—10 | „ |
| | 34 | „ 35 | 23 | „ |

Das Internodium nach der Umkehrung der Spirotrophie, d. h. nach Blatt 30, ist nicht normal gestreckt, die Medianstellen der Blätter 30 und 31 mit den Achselsprossen sind verwachsen.

Doch ist die Umkehrung selbst auch in diesem Falle sonst von keinen direkten Wachstumsstörungen begleitet gewesen.

Abnorme Störungen im Längenwachstum der Internodien konnten bei den Costus-Sprossen auch sonst oft beobachtet werden.

Nach der Feststellung der Umkehrung der Blattstellung bei Costus speciosus habe ich nach ähnlichen Fällen bei den übrigen Monokotylen

gesucht und vier Fälle echter Umkehrung der Spirotrophie feststellen können: bei einem Exemplar Cordyline hybrida und drei Exemplaren Cordyline rubra. Fig. 17 stellt das Diagramm der Blattstellung der Cordyline hybrida dar. Wie aus dem Diagramm zu ersehen, sind die beiden Blattzeilen bis zu den Blättern 15 und 16 im Sinne des Uhrzeigers gewunden, weiterhin — in entgegengesetzter Richtung. Die Blätter der Cordyline-Arten sind asymmetrisch, indem die kathodische

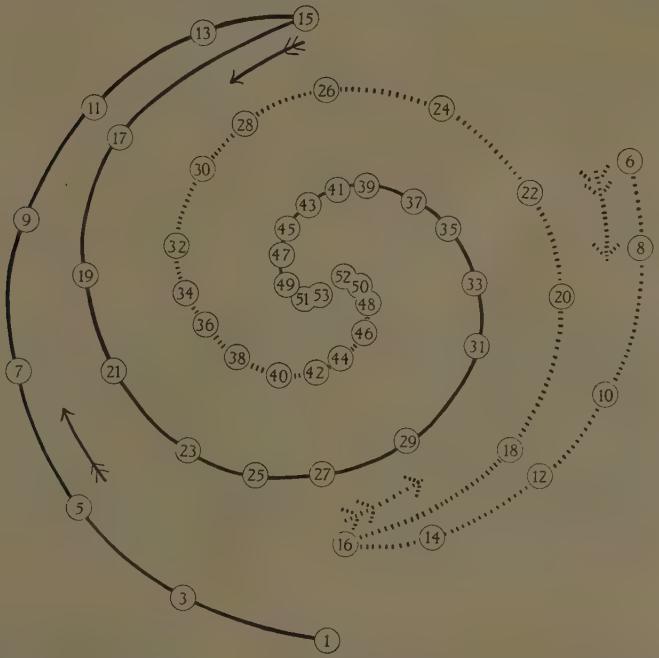



Fig. 17. Cordyline hybrida. Diagramm der Blattstellung. Von Blatt 15 und 16 Umkehrung der Spirotrophie.

Blatthälfte gefördert ist. Es läßt sich in der Regel bei den Cordylinen tatsächlich eine meßbare Differenz der Breite der beiden Blatthälften feststellen. Um festzustellen, wieweit die Blattasymmetrie der veränderten Blattstellung entspricht, habe ich die Blätter gemessen, wobei es mir vor allem darauf ankam, das Breitenverhältnis der Blatthälften an der jeweils maximalen Spreitenbreite festzustellen.

Die Dimensionen der im Diagramm dargestellten Cordyline hybrida sind folgende:

Höhe der Pflanze vom Boden bis zu den äußersten Blattspitzen 145 cm hoch
Stammdurchmesser über dem Boden . . . . . 3 „
Zahl der Blätter in beiden Zeilen zusammen . . . . . 51 Stück
Stamm entblättert . . . . . 23,5 cm hoch

| Nr. des Blattes | Gesamtlänge | davon | | Spreitenbreite | davon (von der Sproßachse aus gesehen) | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Stiel | Spreite | | rechte Hälfte | | linke Hälfte | |
| | cm | cm | cm | cm | cm | | cm | |
| 1 | 63 | 17,5 | 45,5 | 12,6 | 6,1 | anodische | 6,5 | kathodische |
| 3 | 63 | 17,0 | 46,0 | 11,8 | 5,6 | | 6,2 | |
| 5 | 61 | 19,0 | 42,0 | 11,6 | 5,5 | | 6,1 | |
| 6 | 62 | 20,0 | 42,0 | 11,2 | 5,3 | | 5,9 | |
| 7 | 65 | 19,5 | 45,5 | 11,8 | 5,9 | | 5,9 | |
| 8 | 64 | 18,5 | 46,5 | 11,7 | 5,6 | | 6,1 | |
| 9 | 63 | 19,0 | 44,0 | 11,3 | 5,6 | | 5,7 | |
| 10 | 63 | 16,0 | 55,0 | 10,8 | 5,2 | | 5,6 | |
| 11 | 59,5 | 15,5 | 44,0 | 11,1 | 5,2 | | 5,9 | |
| 12 | 58,5 | 15,5 | 43,0 | 11,1 | 5,2 | | 5,9 | |
| 13 | 56 | 14,0 | 42,0 | 11,1 | 5,1 | | 6,0 | |
| 14 | 50 | 13,0 | 37,0 | 11,7 | 5,5 | | 6,2 | |
| 15 | 36 | 13,0 | 23,0 | 6,7 | 3,3 | | 3,4 | |
| 16 | 17,5 | 10,4 | 7,1 | 1,6 | 0,9 | | 0,7 | |
| 17 | 30 | 12,2 | 17,8 | 4,5 | 2,4 | kathodische | 2,1 | anodische |
| 18 | 40,5 | 13,5 | 27,0 | 8,4 | 4,1 | | 4,3 | |
| 19 | 42,5 | 13,5 | 29,0 | 7,9 | 4,1 | | 3,8 | |
| 20 | 41 | 13,0 | 28,0 | 9,2 | 4,7 | | 4,5 | |
| 21 | 43 | 13,5 | 29,5 | 11,1 | 6,0 | | 5,1 | |
| 22 | 47,5 | 13,5 | 34,0 | 8,6 | 4,2 | | 4,4 | |
| 23 | 48,5 | 13,5 | 35,0 | 9,5 | 4,8 | | 4,7 | |
| 24 | 47 | 13,0 | 34,0 | 10,2 | 5,4 | | 4,8 | |
| 25 | 55,0 | 16,0 | 39,0 | 12,2 | 6,3 | | 5,9 | |
| 26 | 53 | 16,5 | 36,5 | 12,1 | 6,1 | | 6,0 | |
| 27 | 59 | 18,0 | 41,0 | 13,0 | 7,0 | | 6,0 | |
| 28 | 54 | 16,5 | 37,5 | 11,8 | 6,1 | | 5,7 | |
| 29 | 58 | 16,5 | 41,5 | 12,1 | 6,3 | | 5,8 | |
| 30 | 58,5 | 17,5 | 41,0 | 11,7 | 6,1 | | 5,6 | |
| 31 | 56 | 16,5 | 39,5 | 12,8 | 6,5 | | 6,3 | |
| 32 | 54 | 16,0 | 38,0 | 11,8 | 5,9 | | 5,9 | |
| 33 | 60 | 18,5 | 41,5 | 13,1 | 6,5 | | 6,6 | |
| 34 | 63 | 18,0 | 45,0 | 13,5 | 6,9 | | 6,6 | |
| 35 | 65 | 20,0 | 45,0 | 15,5 | 8,0 | | 7,5 | |
| 36 | 70,5 | 19,5 | 51,0 | 13,6 | 6,9 | | 6,7 | |
| 37 | 69,5 | 21,5 | 48,0 | 14,9 | 7,8 | | 7,1 | |
| 38 | 68 | 21,0 | 47,0 | 14,0 | 7,4 | | 6,6 | |
| 39 | 69,5 | 21,5 | 48,0 | 12,8 | 6,3 | | 6,5 | |

Das in Fig. 17 abgebildete Diagramm ist am 13. Oktober 1929 aufgenommen worden; die Blätter 1 und 14—27 sind am 13. Oktober 1929, die übrigen am 26. Januar 1930 gemessen worden.

Die besprochene Pflanze steht auch heute noch im großen Palmenhaus am Wege.

Wie die Messungen zeigen, besteht in der ausgezogenen Zeile volle Übereinstimmung zwischen der Richtung der Spirotrophie und der Blattasymmetrie, die von Blatt 17 an auch umgestimmt ist, indem immer die kathodische Blatthälfte größer ist. Bloß Blatt 33 und 39 zeigen eine kleine Abweichung, die durch Zufall bedingt sein kann. In der gestrichelten Zeile zeigt Blatt 16 die Asymmetrie, die erst vom Blatte 18 an zu erwarten wäre. Auffallend ist die kümmerliche Entwicklung dieses Blattes, auch das Blatt 17 ist bedeutend kleiner, besonders die Spreite schmäler als bei 15 und 19.

Im übrigen weisen auch die Blätter der gestrichelten Zeile die Asymmetrie auf, die ihrer Blattstellung, d. h. der Richtung ihrer spirotrophen Zeile, entspricht, — bloß Blatt 18 und Blatt 22 weisen ein Nachklingen der alten Asymmetrie auf.

## Richtung der Spirotrophie bei anderen Monokotylen.

In Fig. 18 A sind Keimpflanzen einiger Aloe-Arten abgebildet (A. distans, A. brevifolia, A. Schimperi, A. Marlothii).

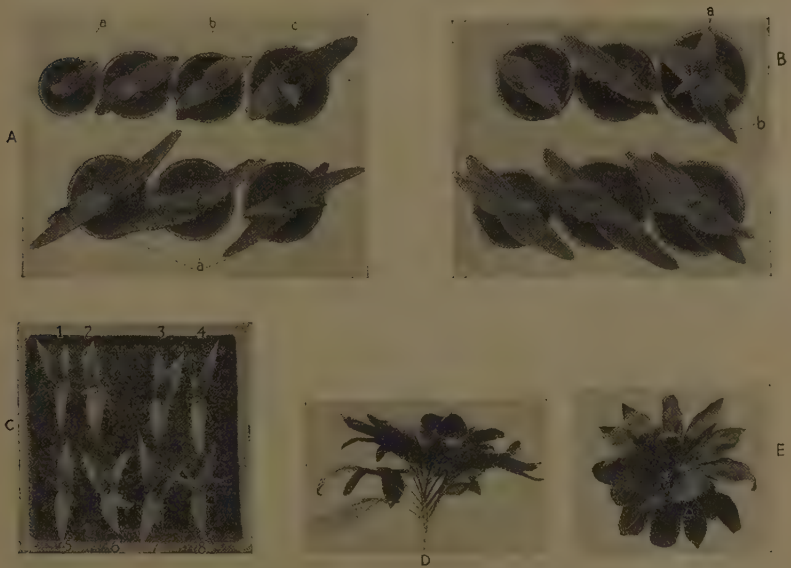



Fig. 18 A. 7 Keimpflanzen: a Aloe distans, b Aloe brevifolia, c Aloe Schimperi, d Aloe Marlothii. Photographie. B 6 Keimpflanzen von Aloe saponaria. Photographie. C 8 Keimpflanzen von Agave atrovirens. Photographie. D Dracaena „Mme Draps Dom" hort. Photographie. E Dracaena „Mme Draps Dom" hort. Photographie.

Die Blätter sind nach der $^1/_2$-Stellung angelegt, wobei die einsetzende Spiralstellung infolge der Spirotrophie fast bei allen schon zu erkennen ist: die Richtung der Spirotrophie ist dabei verschieden, so ist sie bei einer Keimpflanze der A. Marlothii, von oben betrachtet, der Richtung des Uhrzeigers entgegengesetzt, bei den beiden anderen derselben Art im Sinne des Uhrzeigers gerichtet. Von den sechs Keimpflanzen der Aloe saponaria in Fig. 18 B geht bei fünf die Spirotrophie gegen den Uhrzeiger, bei einer — mit. Acht Keimpflanzen von Agave atrovirens in Fig. 18 C lassen folgendes erkennen.

1, 6, 8 Spirotrophie gegen den Uhrzeiger
3, 4, 7 „ mit dem Uhrzeiger
2 und 5 Richtung noch nicht erkennbar.

## Lichtausnutzung.

Daß die Spirotrophie zu Gestaltungen führt, die der Pflanze günstige Möglichkeiten zur Lichtausnutzung bietet, sei nur an Hand der Fig. 7 c, d, 20 (Costus) und 18 D, E (Cordyline) erwähnt.

## Zum Windeproblem.

Die Windeerscheinungen der Pflanzen haben zu einer großen Zahl von Untersuchungen Veranlassung gegeben. Es liegt nicht in meiner Absicht, auf dieses schwierige Problem hier näher einzugehen. Ich will bloß darauf hinweisen, daß die relative Erfolglosigkeit der Erforschung des Windeproblems während der letzten 100 Jahre meiner Ansicht nach dieselbe Ursache hat wie in der Blattstellungsforschung: auch hier wird ein in erster Linie morphologisches Problem physiologisch behandelt, indem man den kausalen Zusammenhang sucht, statt die Grundzüge der spezifischen Entwicklung zu erforschen.

Dieses sei an zwei Beispielen veranschaulicht.

1. Beispiel. Die Gestaltungsverhältnisse am Vegetationspunkt von Najas mikrodon sind in den Fig. 19a dargestellt. Der Vegetationspunkt von Najas wächst asymmetrisch (vgl. Goebel, 11, 1928, S. 291), die Blätter stehen paarweise einander nicht genau gegenüber, in zwei spirotrophen Zeilen (Fig. 19b). Fertil sind nicht alle Blätter, sondern bloß die Blätter einer Zeile, somit ist immer nur ein Blatt jedes Paares fertil. Der Vegetationspunkt selbst ist nicht symmetrisch, sondern weist eine Konvexseite auf, an der das fertile Blatt angelegt wird. Die Konvexseite ist nicht immer dieselbe, sondern sie ändert sich in der Richtung der Spirotrophie, wodurch der Vegetationskegel eine Neigung ausführt, die der rotierenden Nutation gleichkommt. Najas mi-

krodon stellt also ein Beispiel dar für eine gewundene Sproßgestaltung in der „morphologischen Periode“ (Sachs, 1893, 19b, S. 227). Daß Najas mikrodon keine Stützen umwindet und daher äußerlich nicht als Windepflanze erkannt werden kann, ist für die richtige Einschätzung der Gestaltungsverhältnisse unwesentlich.

Eine Wasserpflanze würde durch die Fähigkeit zur Umwindung von Stützen auch nicht viel gewinnen.

2. Beispiel. Die Costus-Sprosse sind oft stark gewunden (Fig. 7c, d, 21A). Die Windung erfolgt im Sinne der „einzeiligen“ Blattstellung. Wir haben gesehen, auf welche Weise die eigenartige Costus-Blattstellung durch die beiden spirotrophen Blattzeilen bedingt wird. Ebenso wie die Blattstellung kann auch die Win-

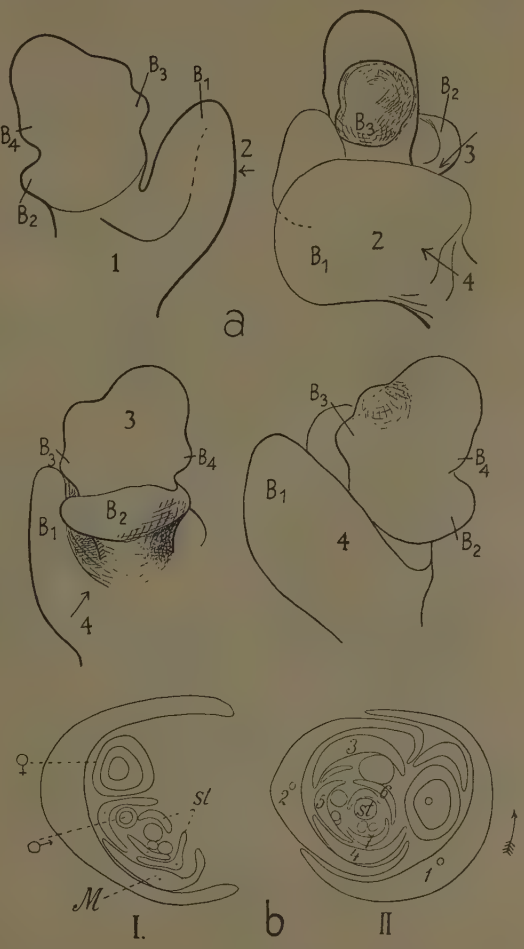



Fig. 19a. Najas mikrodon. 4 verschiedene Ansichten desselben Vegetationspunktes. $B_1$ und $B_3$ fertile Blätter, $B_2$ und $B_4$ sterile Blätter. Der Pfeil zeigt die Ansicht der entsprechenden Abbildungen an. Die Achselprodukte von $B_1$ sind nicht gezeichnet (in 2 und 4 nur zum Teil angedeutet). b Najas mikrodon. *I* Querschnitt durch ein Blatt mit Achselsproß (♀ weibl. Blüte). *M* Deckblatt des vegetativen Seitensprosses der weiblichen Blüte, *st* sterile Blätter (♂ männl. Blüte). *II* Querschnitt einer Endknospe, die ungeraden Blätter fertil, die geraden steril. Nach: K. Goebel, Organographie der Pflanzen, Jena 1928, Fig. 300, S. 290.

dung nur durch die spirotrophen Wachstumseigentümlichkeiten des Costus-Sprosses bedingt werden. Wie aus den Abbildungen in den Fig. 20a—d zu ersehen, sind die vegetativen Costus-Sprosse verschiedener Arten (C. niveus, C. speciosus, C. Lucanusianus, C. spicatus) nicht in gleichem Maße gewunden; auch unterscheidet sich derselbe Sproß in seinen verschiedenen Abschnitten.

Fig. 20a. Costus niveus. Länge des Sprosses 212 cm. Photographie. b Costus speciosus. Photographie. c Costus Lucanusianus. Länge des Sprosses 180 cm. Photographie. d Costus spicatus mit terminaler Infloreszenz. Photographie.

Am Gipfel der ausgewachsenen vegetativen Costus-Sprosse sind die Internodien oft um die eigene Achse gedreht. Diese Torsion erfolgt stets in der Richtung der Spirotrophie, also der Blattstellung entgegengesetzt. Der in Fig. 21 A abgebildete Sproß läßt bei a keine Torsion des Gewebes erkennen (Fig. 21 B). Von $B_1$ bis $B_8$ (Fig. 21 A) sind die Blätter in einer Zeile übereinander angeordnet, in diesem Abschnitt wurde also die Blattstellung $\frac{1}{\infty}$ verwirklicht (Schumann, 1892, 23, S. 35). Wie diese Blattstellung erzielt wird, zeigt die Abbildung in Fig. 21 C; die Drehung der Internodien um die eigene Achse in der Richtung der Spirotrophie bringt das nächste Blatt genau über das vorhergehende, oder die Divergenz zwischen zwei aufeinanderfolgenden Blättern beträgt hier 360°, von denen 180° der zweizeiligen Natur der Blattstellung zu verdanken sind, X dem durch die Spirotrophie bedingten Betrag entspricht und der Rest $360 - (180 + X)$ die Wirkung der Internodientorsion darstellt.

Hier wird also aus zweizeilig spirotropher Blattstellung dank der starken Spirotrophie und der später hinzutretenden Gewebetorsion eine Orthomonostichie oder „reine Monostichie", die nach Hirmer (1922, 13, S. 56) in der Natur für höhere Pflanzen nicht nachgewiesen sein soll, an einem gewundenen Sproß erzielt.

Der ausgewachsene vegetative Costus-Sproß hat langgestreckte Indernodien. Die Infloreszenz schließt den Costus-Sproß terminal ab, indem die vegetative Phase in die reproduktive übergeht.

Bevor wir auf die Windegestaltung der Infloreszenz eingehen, seien noch einige Angaben zur Charakteristik der Übergangszone gebracht.

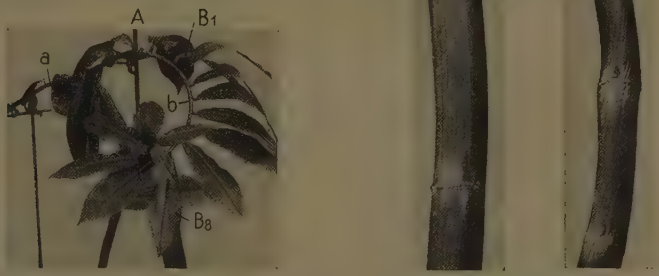



Fig. 21 A. Costus spicatus mit terminaler Infloreszenz. Sproßansicht schräg von oben. Die Blätter $B_1$—$B_8$ stehen übereinander (vgl. C). Photographie. B Costus spicatus. Flächenansicht der Sproßachse bei *a* in A. (Der abgeschnittene Sproß aus A wurde vor der Aufnahme 5 Tage lang im geheizten Raum gehalten: dank der Schrumpfung trat die Faserung deutlich hervor.) Photographie. C Costus spicatus. Flächenansicht der Sproßachse bei *b* in A. (Faserung durch natürliche Schrumpfung deutlich gemacht, vgl. B.) Photographie.

Die Fig. 16 c illustriert den Übergang von den Laubblättern zu den schuppenartigen Hochblättern, in deren Achseln die Blüten stehen. Die Blätter sind in ihrer natürlichen Größe gezeichnet mit der Oberseite nach oben.

Die Verhältnisse in der Übergangszone erhellen aus folgenden Einzelheiten, die an Sprossen von Costus spicatus festgestellt wurden:

1. Etwa 2 Meter langer Sproß. Richtung der Blattstellung mit dem Uhrzeiger (von oben gesehen). Laubblätter — alle mit Achselsprossen; die zwei letzten Übergangsblätter ohne Achselsprosse, dann Hochblätter — alle mit Blüten in der Achsel. Zahl der Blüten in der Infloreszenz etwa 70 (die embryonalen Anlagen mitgerechnet), Länge des Zapfens etwa 8 cm. Stellung der Hochblätter $^1/_7$ bis $^1/_9$.

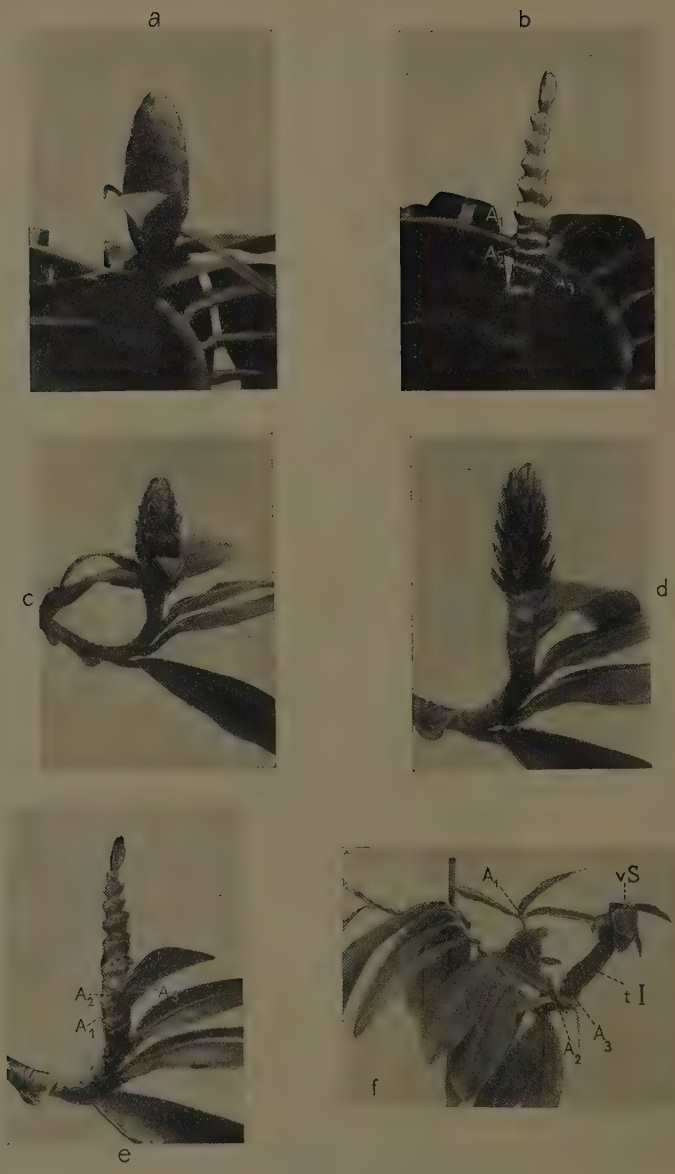



Fig. 22. Erklärung nebenstehend.

2. Blühender Sproß; Blattstellung mit dem Uhrzeiger. Alle Übergangsblätter mit vegetativen Achselsprossen, dann Hochblätter mit Blüten, — also unmittelbarer Übergang.

3. Blühender Sproß; Blattstellung mit dem Uhrzeiger. Das letzte Übergangsblatt und die beiden ersten Hochblätter ohne Achselsprosse, dann Hochblätter mit Blüten.

4. Blühender Sproß; Blattstellung mit dem Uhrzeiger. Die zwei letzten Übergangsblätter und die fünf ersten Hochblätter ohne Achselsprosse, dann Hochblätter mit Blüten.

5. Blühender Sproß; Blattstellung mit dem Uhrzeiger. Alle Übergangsblätter und das erste Hochblatt haben vegetative Achselsprosse, dann Hochblätter mit Blüten.

Die letzten Achselsprosse waren gefördert, mit geröteten Schuppen.

6. Blühender Sproß; Blattstellung mit dem Uhrzeiger. Das letzte Übergangsblatt und das erste Hochblatt ohne Achselsproß, dann Hochblätter mit Blüten.

7. Blühender Sproß; Blattstellung mit dem Uhrzeiger. Das letzte Übergangsblatt ohne Achselsproß, dann Hochblätter mit Blüten.

8. Blühender Sproß; Blattstellung mit dem Uhrzeiger. Alle Übergangsblätter und das erste Hochblatt haben vegetative Achselsprosse, dann Hochblätter mit Blüten.

9. Blühender Sproß; Blattstellung gegen den Uhrzeiger. Das letzte Übergangsblatt ohne Achselsproß, dann Hochblätter mit Blüten.

10. Blühender Sproß; Blattstellung gegen den Uhrzeiger. Das letzte Übergangsblatt ohne Achselsproß, dann Hochblätter mit Blüten.

11. Blühender Sproß; Blattstellung gegen den Uhrzeiger. Alle Übergangsblätter haben vegetative Achselsprosse, das erste Hochblatt hat keinen Achselsproß, dann Hochblätter mit Blüten.

12. Blühender Sproß; Blattstellung gegen den Uhrzeiger. Das letzte Übergangsblatt und das erste Hochblatt ohne Achselsproß, dann Hochblätter mit Blüten.

Fig. 22a. Costus spicatus (Sproß aus Fig. 21A). a Ansicht der Infloreszenz, b Ansicht der Infloreszenz-Sproßachse nach Entfernung der Hochblattschuppen und der achselständigen Blüten, $A_1$, $A_2$ und $A_3$ die drei letzten vegetativen Achselsprosse. Photographie. c, d, e Costus spicatus. *c* Ansicht der Infloreszenz, *d* dieselbe Infloreszenz nach dem Entfernen der Hochblätter, *e* dieselbe Infloreszenz nach dem Entfernen der Blüten, $A_1$, $A_2$, $A_3$ die drei letzten vegetativen Achselsprosse, nach denen ein Knoten ohne Achselprodukt folgt, vom nächsten folgen ununterbrochen die Blüten. Photographie. *f* Costus spicatus, Sproß mit terminaler Infloreszenz, *t I*, die terminal vegetativ weiterwächst, *v S*, $A_1$, $A_2$, $A_3$ die drei letzten vegetativen Achselsprosse ($A_2$ und $A_3$ abgeschnitten). Photographiert im Sommer 1930.

In allen untersuchten Fällen hatten die Blüten in bezug auf die Blattstellung (somit also auch die Spirotrophie) eine bestimmte Stellung; das laterale Vorblatt der Blüten befand sich an der anodischen Seite des Deckblattes.

Die Übergangszone ist sowohl durch die Gestalt der Blätter (Fig. 16 c) als auch durch die immer geringer werdende Länge der Internodien charakterisiert.

In Fig. 22 f ist ein Sproß von Costus spicatus dargestellt, dessen terminale Inflorescenz ($t\,I$) terminal in einen vegetativen Sproß ($v\,S$) übergeht. An diesem Sproß haben wir also: 1. eine vegetative Phase, 2. Übergang zur Infloreszenz, 3. Infloreszenz, 4. Übergang zur vegetativen Phase, 5. zweite vegetative Phase. Im Sommer 1930 blüte der Costus spicatus im Münchener Botanischen Garten außerordentlich reichlich. Es konnten oft am selben Sproß mehrere Infloreszenzen beobachtet werden. So zeigten die von mir untersuchten Achselsprosse $A_1$, $A_2$, $A_3$ in Fig. 22 f in der Knospe terminal je einen Infloreszenz-Vegetationspunkt. Die Übergangszone von der Infloreszenz zum vegetativen Sproß ist durch Übergangsblätter von Hochblättern zu Laubblättern und durch allmähliche Längenzunahme der Internodien charakterisiert, — spiegelt also den Übergang vom vegetativen Sproß zur Infloreszenz wieder. (Es waren 7 Übergangsblätter von Hochblättern zu Laubblättern ohne Achselprodukt, das 8. Blatt mit vegetativem Achselsproß, das 9. ohne Achselsproß, vom 10. an, das schon Laubblattcharakter hatte, alle mit vegetativen Achselsprossen.)

Die Fig. 22 a stellt die Ansicht der Infloreszenz eines Sprosses von Costus spicatus dar. In Fig. 22 b ist dieser Sproß in derselben Ansicht dargestellt. Die Internodien der Infloreszenz erfahren keine wesentliche Streckung, dadurch ist die Infloreszenzachse stark gestaut und läßt die Windung deutlich erkennen. Sie erfolgt (von oben gesehen) im Sinne der Bewegung des Uhrzeigers.

Fig. 22 c, d, e stellt ebenfalls die Ansicht einer Infloreszenz von Costus spicatus dar; die Windung erfolgt hier in der dem Uhrzeiger entgegengesetzten Richtung.

Der Costus-Sproß ist sowohl in seiner vegetativen, als auch in der reproduktiven Phase ein echter Windesproß, obgleich er in der Regel (soweit bekannt) keine Stützen umwindet.

Die Spirotrophie, die auf asymmetrischem Wachstum der Sproßachse beruht, bedingt (sowohl bei Najas mikrodon, als auch bei den Costus-Arten) die Blattstellung und die gesamte Sproßentwicklung. In einzelnen Fällen tritt eine Internodientorsion hinzu. Die Stärke der

Spirotrophie, die Länge der Internodien, ihre eventuelle Torsion und die Form der Blätter bestimmen den habituellen Charakter der Pflanze.

Darwin (1865, 4) hat bei einigen Windepflanzen die Umkehrung der Winderichtung desselben Sprosses beobachtet; ob es sich um eine echte oder scheinbare Umkehrung handelt, ist nicht näher untersucht worden.

Dutrochet hat schon 1844 (5a) auf die Übereinstimmung der Blattspirale und der Windung bei Solanum Dulcamara L. hingewiesen.

Alle diese Tatsachen sprechen dafür, daß auch das Winden der „echten" Windepflanzen vor allem als eine Wachstumseigentümlichkeit angesehen werden muß, die ihrem Wesen nach höchst wahrscheinlich spirotropher Natur ist und durch entsprechende geotropische und phototropische Reizbarkeit bei den verschiedenen Pflanzen nicht in gleichem Maße ergänzt wird.

Bei den „echten" Windepflanzen kommt dann noch die interessante und oft beobachtete Eigentümlichkeit hinzu, daß diejenigen Sprosse, denen es relativ bald gelingt, eine Stütze zu umwinden, rasch erstarken und sich von diesem Zeitpunkt an bedeutend intensiver entwickeln.

Die Grundzüge der Gestaltung müssen aber auch bei den Windepflanzen in ihnen selbst gesucht werden, ihr Verständnis kann aus den unmittelbaren kausalen Beziehungen nicht resultieren. (Vgl. Goebel 10, S. 277—294.)

## Peperomia.

Bei den Dikotylen ist die dekussierte Natur der Blattstellung in vielen Fällen nachgewiesen worden (Einl., S. 6—9).

Wie in der Einleitung bereits angeführt, hat Schoute (20a) 1925 Goebels Ableitung der Wirtelstellung bei den wirtelbildenden Peperomien von der dekussierten entschieden angegriffen und leitet dieselbe mit Bravais von der spiraligen ab. Da nach der hier vertretenen Auffassung Goebels Arbeit (1913, 9) eine grundlegende Bedeutung zukommt, sei im folgenden auf die Verhältnisse bei Peperomia verticillata näher eingegangen.

Ältere Sprosse von P. verticillata weisen meist entweder vierzählige, oder fünfzählige, oder in unbestimmter Folge beiderlei Wirtel auf.

In Fig. 23a ist ein Querschnitt durch die Knospe eines Sprosses mit fünfzähligen Wirteln wiedergegeben. Die zu demselben Wirtel gehörenden Blätter sind jeweils mit derselben Zahl bezeichnet. Es handelt sich aber nicht um echte fünfzählige Wirtel, da die fünf Blätter jedes Wirtels nicht gleich alt sind, d. h. nicht alle gleichzeitig am Vegetationspunkt

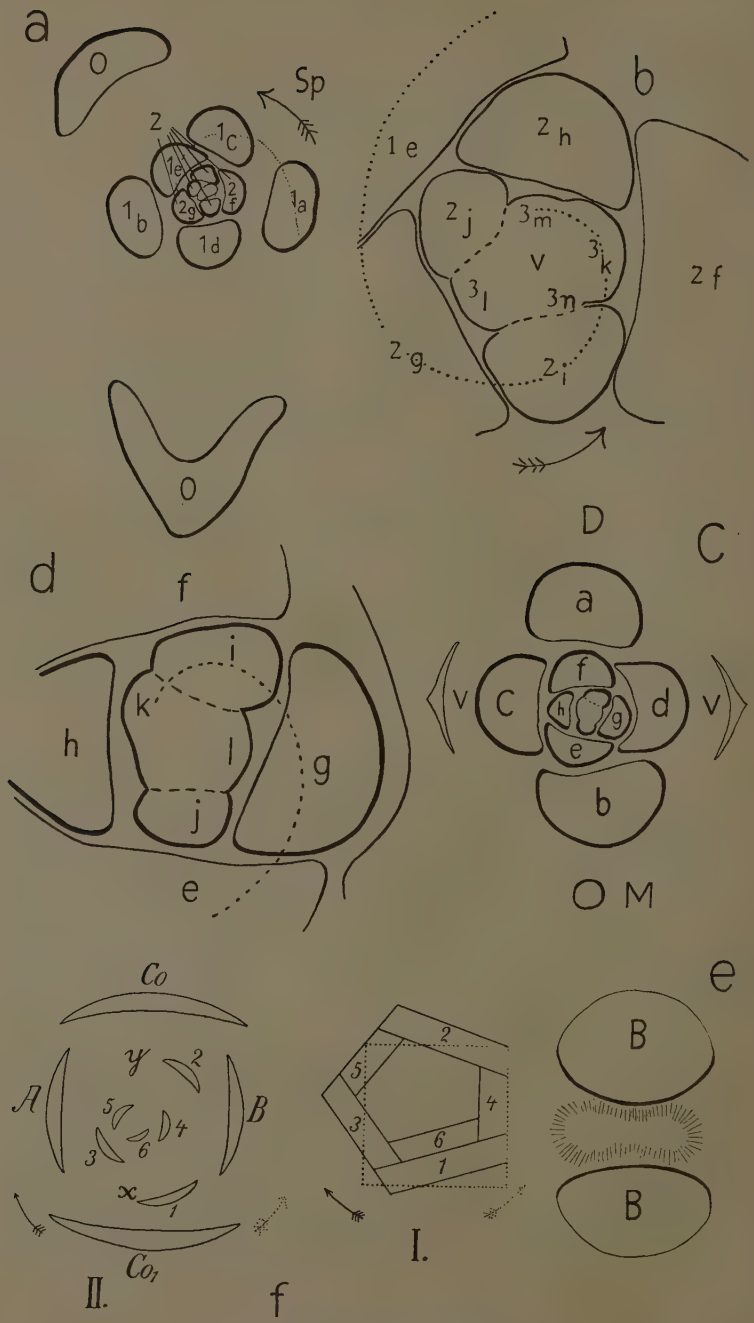



Fig. 23. Erklärung nebenstehend.

angelegt werden. Die nähere Untersuchung des Vegetationspunktes zeigt, daß die Blätter stets in zwei gekreuzten Paaren entstehen. In Fig. 23 b ist ein Querschnitt des Vegetationspunktes desselben Sprosses wie in Fig. 23 a abgebildet, und zwar dicht unter dem Scheitel. Das jüngste Blattpaar ist 3 k—3 l, auf das das nächste zu erwartende mit 3 m—3 n bezeichnet ist. Die Gestalt des Vegetationspunktes läßt asymmetrisches Wachstum erkennen, gefördert ist stets eine der beiden Flanken (im vorliegenden Fall m gegenüber n gefördert), was zur Förderung eines der beiden Blätter jedes Paares führt. Alle geförderten Blätter liegen in einer Spirale. Die Entwicklung erfolgt hier also nicht in geraden Bahnen, sondern in gewundenen, ist spirodrom.

Die Asymmetrie des Scheitels ist übrigens nicht immer so stark ausgeprägt wie in Fig. 23 b. In Fig. 23 e ist ein freipräparierter Vegetationspunkt eines Sprosses von P. verticillata in der Ansicht von oben dargestellt: der Scheitel weist symmetrische Gestalt mit dekussiert stehenden Blattpaaren auf.

Aus der Gestaltung an den Vegetationspunkten, wie es in den Fig. 23 b und 23 e dargestellt ist, läßt sich ohne weiteres die tatsächlich zu beobachtende Blattstellung von fünf und vier Blatt im Wirtel ableiten, die, wie oben bereits erwähnt, bei P. verticillata auch am selben Sproß oft vorkommt. In diesen Fällen wächst die Sproßachse bald asymmetrisch, bald symmetrisch. Die dekussierte Natur der Blattstellung lassen auch die Achselsprosse erkennen. In Fig. 23 c ist ein Querschnitt eines Achselsprosses von P. verticillata dargestellt. Die beiden Vorblätter stehen transversal, vom Blatte e an sind die Blattpaare schief gekreuzt (Fig. 23 d).

Fig. 23 a. Peperomia verticillata. Querschnitt der terminalen Knospe eines älteren Sprosses mit Blättern in fünfzähligen Wirteln: *1 a*, *1 b*, *1 c*, *1 d*, *1 e* die Blätter eines „Wirtels", *2* die Blätter des nächsten „Wirtels". Der Pfeil *Sp* gibt die Richtung der Spirotrophie an. Vergr. 52. b Peperomia verticillata. Querschnitt des Vegetationspunktes *V* dicht unter dem Scheitel. *3 k—3 l* das jüngste Blattpaar am Vegetationspunkt. *2 i—2 j*, *2 g—2 h*, *1 e—2 f* die älteren Blattpaare, *1 e*, *2 g*, *2 i*, *3 k*, *3 m* die geförderten Blätter. a und b sind zwei Nachbarschnitte derselben Serie. Vergr. 355. c P. verticillata. Querschnitt eines Achselsprosses. *D* Seite des Deckblattes, *M* Mutterachse, *VV* Vorblätter. Vergr. 81. d Schnitt in c stärker vergrößert. *e*, *g*, *i*, *k* die geförderten Blätter. Vergr. 355. e P. verticillata. Frei präparierter Scheitel eines älteren Sprosses von oben gesehen. *BB* das jüngste Blattpaar, zwischen den Blättern die Gestalt des Vegetationspunktes angedeutet. f Schema für den Übergang von gekreuzter Blattstellung (durch das punktierte Quadrat angedeutet) zu $^2/_5$-Stellung. *1—6* die Blattinsertionen. *II* Dasselbe im Querschnitt einer Keimpflanze von Helianthus annuus. *Co* die Kotyledonen, *A B* die beiden Primärblätter, *1—6* die darauffolgenden Laubblätter. Nach: K. Goebel, Organographie der Pflanzen, Jena 1928, Fig. 288, S. 281.

Diese Tatsachen bestätigen Goebels Ausführungen von 1913 (9) in vollem Umfange[1]), es handelt sich bei den untersuchten Peperomien, wie Goebel gezeigt hat, nicht um echte Wirtel, sondern um „Scheinwirtel". Aus der dekussierten Blattstellung wird durch asymmetrisches Wachstum eine spirotrophe Entwicklung eingeleitet. Die anfangs symmetrische Gestaltung ist durch die Entwicklung in geraden Bahnen bedingt. Die Asymmetrie setzt dann mit einer räumlichen und zeitlichen Bevorzugung jeweils eines Blattes jedes Paares ein und wird durch eine in gewundenen Bahnen verlaufende Entwicklung hervorgerufen. Das Ergebnis ist die zerstreute Blattstellung ($^2/_5$, $^3/_8$ usw.). Die definitive Blattstellung des ausgewachsenen Sprosses hängt davon ab, zwischen welchen Blättern beim Längenwachstum ein gestrecktes Internodium eingeschaltet wird.

Auf diese Weise hat Goebel gezeigt (1913, 9), wie bei P. rubella mit dreizähligen, P. galioides mit vierzähligen, P. verticillata mit fünfzähligen Wirteln — prinzipielle Übereinstimmung mit P. angulata mit zweizähligen Wirteln besteht.

Wird aus dekussierter Blattstellung eine wirtelige von je drei oder fünf Blatt im Wirtel erzielt, so kann es nur auf die Weise erfolgen, daß unter anderem auch die beiden Blätter eines primären, zweizähligen Wirtels gelegentlich durch ein eingeschaltetes, gestrecktes Internodium voneinander getrennt werden. Es gehören dann die Blätter desselben primären Wirtels verschiedenen sekundären Wirteln an.

Aus Fig. 23 a und b ist zu ersehen, auf welche Weise die primären zweizähligen Wirtel in sekundäre fünfzählige umgruppiert worden sind:

| primäre Wirtel: | | sekundäre Wirtel: |
|---|---|---|
| 1a—1b | 2i—2j | 1a, 1b, 1c, 1d, 1e, |
| 1c—1d | 3k—3l | 2f, 2g, 2h, 2i, 2j, |
| 1e—2f | 3m—3n | 3k, 3l, 3m, 3n usw. |
| 2g—2h | | |

Die Blätter 1e—2f müssen als primäre Wirtel aufgefaßt werden, da die dekussierte Natur der Blattstellung sich nachweisen läßt. Die Bezeichnung der Paare ist nicht willkürlich, sie resultiert aus der Gestalt des Vegetationspunktes.

Der Vergleich der Figuren 23 a, b, c, d, f zeigt die volle prinzipielle Übereinstimmung der Blattstellungsverhältnisse bei Peperomia und Helianthus annuus.

---

1) Es hat sich bloß in die Angabe der Altersfolge der Blätter in Fig. 4 auf S. 76 (9) ein Fehler eingeschlichen.

Aufgabe der experimentellen Morphologie ist es, den kausalen Zusammenhang aufzudecken, Goebels Versuch (1913, 9, S. 74) ist hierin sehr lehrreich.

---

## Dritter Abschnitt.

## Betrachtungen.

Goebel sagt in der ersten Auflage der Organographie 1898, S. 61: „Die Spiraltheorie aber ist ein überwundener Standpunkt. Eine umfassende Theorie der Blattstellungen, die allgemeineren Anklang gefunden hätte, ist noch nicht an ihre Stelle getreten. Denn die Schwendenersche mechanische Blattstellungslehre beschränkt sich auf bestimmte Fälle. Da an sie die weitere Forschung anknüpfen muß, so erschien eine Darstellung derselben erwünscht."

Im Jahre 1928 sagt Goebel in der dritten Auflage derselben Organographie auf S. 285: „Aber es soll nicht verschwiegen werden, daß sich schließlich herausstellt, daß die vielgeschmähte „Spiraltheorie" in diesem Fall der Wahrheit doch näher kam als die „mechanischen" Blattstellungstheorien, auf deren irrigen Ausgangspunkt oben schon hingewiesen wurde."

Es ist bei Goebel eine Abkehr von der kausalen Betrachtung des Blattstellungsproblems zur formalen deutlich ausgesprochen. Diese Tatsache äußert sich noch in vielem anderen, z. B. in der Aufstellung der Regel der Äquidistanz, der Lehre von den Symmetrieverhältnissen. Dieses sind innerlich begründete Gesetze, die die äußere Gestaltung regeln.

Zwischen 1898 und 1928 liegt ein Stück Geschichte der Botanik. Wie in der Einleitung dargetan, ist 1913 von Goebel die Anregung ausgegangen, die der Blattstellungsforschung neue Entwicklungsmöglichkeiten eröffnete. Im Gegensatz zur oben angeführten Äußerung Goebels von 1898 müssen wir heute feststellen, daß nach der hier vertretenen Auffassung die weitere Forschung weder an die mechanische Blattstellungstheorie Schwendeners, noch an eine andere mechanische Blattstellungslehre anknüpfen kann, sondern auf die Vorstellungen und Begriffe der vor 100 Jahren herrschenden Spiraltheorie zurückgreifen muß. Es drängt sich unwillkürlich die Frage auf, wie es denn möglich wurde, daß die morphologische Forschung 100 Jahre lang Umwege machen konnte, um wieder — über die mechanischen Blattstellungstheorien — zu den Voraussetzungen der Spiraltheorie zurückzukehren? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir sowohl auf den gedanklichen Inhalt

der Spiraltheorie, als auch auf die Methoden der botanischen Forschung in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts näher eingehen.

Goethe (1831, 12) spricht auf S. 217—238 von einer Vertikaltendenz und einer Spiraltendenz bei den Pflanzen. Mit der vertikalen Tendenz bringt er vor allem das aufrechte, negativgeotropische Längenwachstum der Sprosse zum Ausdruck: „es ist dasjenige, was bei den Bäumen das Holz macht, was die einjährigen, zweijährigen aufrecht erhält, ja selbst in rankenden, kriechenden Gewächsen die Ausdehnung von Knoten zu Knoten bewirkt".

Unter der Spiraltendenz versteht er die Erscheinungen des Windens, Rankens, der spiraligen Blattstellung, der spiraligen Zellwandverdickungen. So sagt er auf S. 219: „Die Spiralgefäße, welche längst bekannt und deren Existenz völlig anerkannt ist, sind also eigentlich nur als einzelne der ganzen Spiraltendenz subordinierte Organe anzusehen; man hat sie überall und fast durchaus, besonders im Splint gefunden, wo sie sogar ein gewisses Lebenszeichen [1]) von sich geben, und nichts ist der Natur gemäßer, als daß sie das, was sie im ganzen intentioniert, durch das Einzelnste in Wirksamkeit setzt." Wir sehen hier heterogene Erscheinungen zusammengefaßt und als Ausdruck der „Spiraltendenz" gedeutet. Im Anschluß an das vorstehende Zitat sagt Goethe: „Diese Spiraltendenz, als Grundgesetz des Lebens, muß daher allererst bei der Entwicklung aus dem Samen sich hervorthun. Wir wollen sie zuerst beachten, wie sie sich bei den Dikotyledonen manifestiert, wo die ersten Samenblätter entschieden gepaart erscheinen; denn obgleich bei diesen Pflanzen nach dem Dikotyledonenpaar abermals ein Pärchen schon mehr gebildeter Blätter sich übers Kreuz lagert und auch wohl eine solche Ordnung eine Zeit lang fortgehen mag, so ist es doch offenbar, daß bei vielen das aufwärts folgende Stengelblättchen und das potentia oder actu hinter ihnen wohnende Auge sich mit einer solchen Sozietät nicht wohl verträgt, sondern immer eins dem anderen vorzueilen sucht, woraus denn die allerwunderbarsten Stellungen entspringen und zuletzt durch eilige Annäherung aller Teile einer solchen Reihe die Annäherung zur Fruktifikation in der Blüte und zuletzt die Entwickelung der Frucht erfolgen muß."

Wie wir sehen, hat Goethe den Übergang der dekussierten Blattstellung zur spiraligen richtig erkannt. In diesen Tatsachen sehen wir auch heute den Ausdruck einer spiraligen Wachstumstendenz oder

1) Im Jahre 1831 herrschte bekanntlich die Ansicht, daß die Zellwand das Wesentliche an der Zelle sei, den Protoplasten kannte man noch nicht.

Spiraltendenz, die wir nach Goebel (1913, Organographie, II. Aufl., I. Teil) als „Spirotrophie" bezeichnen.

Goethe hat also die Erscheinungen anders gedeutet, indem er sie viel weiter faßte und im naturphilosophischen Geiste der damaligen Zeit schilderte. Im Anschluß an die allgemeinen Befruchtungsverhältnisse bei Vallisneria sagt er (S. 238): „so sehen wir hier das Weibliche und Männliche, das Bedürftige, das Gewährende nebeneinander in vertikaler und spiraler Richtung, von der Natur unseren Betrachtungen empfohlen.

Kehren wir nun ins Allgemeinste zurück und erinnern an das, was wir gleich anfangs aufstellten, das vertikal- sowie das spiral strebende System sei in der lebendigen Pflanze aufs innigste verbunden; sehen wir nun hier jenes als entschieden männlich, dieses als entschieden weiblich sich erweisen, so können wir uns die ganze Vegetation von der Wurzel auf androgynisch ingeheim verbunden vorstellen, worauf denn in Verfolg der Wandlungen des Wachstums die beiden Systeme sich im offenbaren Gegensatz auseinander sondern und sich entschieden gegen einander über stellen, um sich in einem höheren Sinne wieder zu vereinigen."

Goethe nahm also im oberirdischen Sproß einer höheren Pflanze zwei Wachstumstendenzen an: die Vertikaltendenz und die Spiraltendenz, die stets nebeneinander im selben Sproß gleichzeitig wirksam sein sollen; verschieden war sowohl in den verschiedenen Pflanzen, als auch im selben Sproß je nach seinem Entwicklungsstadium der Stärkegrad der einen oder der anderen Tendenz, was an der Gestaltung zu erkennen sein sollte; das Dominieren der Vertikaltendenz bedinge das aufrechte und gerade Wachstum des Sprosses, während dasjenige der Spiraltendenz das Winden hervorrufe. —

K. Schimper begründete seine Blattstellungslehre durch die Spiraltheorie und errichtete eine konsequent durchgeführte, abgeschlossene Gedankenkonstruktion.

Von Interesse ist nun, wieweit die von Schimper beobachteten Tatsachen und ihre Deutungen, die als Grundlage dienten, sich mit den unsrigen decken.

Schimper geht von der Voraussetzung aus, daß das Wachstum im oberirdischen Sproß ganz allgemein nicht in geraden Bahnen erfolge, sondern in gewundenen, spiraligen. Zu dieser Annahme gab die Erwägung Veranlassung, die A. Braun (1835, 2, S. 147) folgendermaßen ausdrückt: „Gewöhnlich erscheint die Stellung der Blätter als eine Spirale (Wendel), und auch die Fälle von nicht spiraliger Blattstellung fallen,

von einem tieferen Gesichtspunkt betrachtet, in dem allgemeinen Gesetz der spiraligen Blattbildung mit den andern zusammen. Die Spirale der Blätter fällt um so mehr in die Augen, je kleiner die seitlichen Abstände der Blätter sind, sie wird dagegen undeutlicher durch sehr große Seitenabstände."

An die direkt beobachtete spiralige Blattstellung knüpft also die Vorstellung von der spiraligen Blattbildung. Auf S. 153—154 heißt es: „Um von den Thatsachen, welche zu dieser Annahme berechtigen, wenigstens eine zu nennen, von der man sich auf jedem Spaziergang überzeugen kann, mag hier erwähnt werden, dass fast in allen Familien (Umbelliferen, Junceen), in welchen ein spiraliges Übergreifen des Blattgrundes vorkommt (was da stattfindet, wo die sogenannte Insertionsstelle oder Peribase des Blattes breiter ist als der einfache Umkreis des Stengels), die von der Peribase gebildete Spirale dem langen Weg der Blattstellung folgt. Aus dieser Erscheinung läßt sich, wenn man einmal überhaupt einer Succession in der Bildung der Theile von Außen nach Innen (was später am gedehnten Stengel als Unten und Oben erscheint) gewiß ist, ersehen, dass das einzelne Blatt selbst mit seinem einen Rand früher als mit dem andern entstanden, also in seiner Bildung von einer Seite zur anderen fortgeschritten seyn muß. Ohne diese Erkenntniss der spiraligen Bildung des Blattes selbst, zu welcher man noch von vielen andern Seiten her berechtigt wird, bliebe auch der Grund der spiraligen Blattstellung verborgen. Durch diese Erkenntniss wird man von der bloss äußeren Betrachtung der Blattstellung in das Geheimniss der Blatterzeugung selbst zurückgeführt, und selbst in diesen Vorgang der ersten Bildung der Blätter reicht nicht bloss der Gedanke, sondern auch die wirkliche Beobachtung. Aus dem bereits Gesagten geht hervor, dass nie zwei oder mehrere Blätter auf einmal entstehen, ja dass das einzelne Blatt selbst nicht eine simultane Bildung ist, sondern sich, von einem Rande zum andern fortschreitend, gleich einer Woge, aus der Keimebene (denn der Stengel ist ursprünglich eine Ebene!) hervorhebt. Hierdurch bekommt die Frage nach dem langen oder kurzen Weg der Blattstellung erst wahrhaft einen Sinn, und es wird begreiflich, wie man von zwei äußerlich genommen gleichgültigen Abzählungswegen bloss den einen als den richtigen (dem Gange der Natur entsprechenden) erklären kann."

Auf S. 161 heißt es: „Was man Quirle nennt sind abgesetzte, in sich geschlossene Blattstellungscyclen. Abgesehen von vielen andern Fingerzeigen, welche die Natur dem sorgsamen Beobachter an die Hand gibt, ist schon das Studium der Gesetze, des Variirens der Blattstellung

an derselben Pflanze vollkommen hinreichend zu beweisen, dass jede Theorie, welche von dem Quirl, als simultaner Bildung ausgeht, unrichtig ist.“ Ferner auf S. 162: „Also auch unter den Blättern eines Quirls ist Succession, aber die sichtbare Aufeinanderfolge verschwindet mehr oder weniger, indem die Blätter des Cyklus zu einem geschlossenen Ganzen sich vereinigen und aufs innigste unter sich zusammenhalten, was bis zur Verwachsung nicht bloss der Basis, sondern selbst der Ränder gehen kann (Caprifolium, Equisetum, monopetale Corollen).“

Die Frage nach der Aneinanderreihung der einzelnen Quirle wird auf S. 164—165 folgendermaßen beantwortet: „Fast in allen Fällen, wo die Blätter nach Art der Quirle Cyclenweise geordnet sind, finden sich die einzelnen Cyclen nicht auf jene einfache Art aneinander gereiht, wie die Cyclen einer fortlaufenden Spirale, was man sogleich daran ersieht, dass die Blätter des nächsten Quirls, anstatt in dieselbe Richtung mit denen des vorausgehenden zu fallen, eine andere Richtung annehmen. Am meisten fällt diess in die Augen bei der so gewöhnlichen und bekannten Alternation der Quirle, nach welcher die Blätter des nächsten mitten in die Lücken des vorausgehenden fallen, was man irriger Weise als allgemeine Regel hat aufstellen wollen. Es sind nach und nach ganze Reihen verschiedener Fälle der Aneinanderreihung von Cyclen gleichen Maaßes, welche eben so viele verschiedene gegenseitige Richtungen der Blätter aufeinanderfolgender Quirle bedingen, entdeckt worden, welches beweiset, dass ganze Blattstellungscyclen unter sich fast eben so viele Stellungsverhältnisse eingehen können, als im ersten Abschnitte von einzelnen Blättern gegeneinander erwähnt wurde.

Alle diese mannigfaltigen und zahlreichen Verhältnisse sind bedingt durch einen bestimmen Zusatz (Prosenthese), den das Maaß der Blattstellung bekommt beim Übergang vom letzten Blatt des einen Cyclus (dem Cycluren) zum ersten des andern (dem Cyclarchen).“

Von besonderem Interesse sind noch für uns die Ausführungen über die „Gesetze der Wendung und Umwendung der Blattstellung, Homodromie und Antidromie“ auf S. 182: „Es gibt nur sehr wenige Pflanzen, bei welchen die Blattstellung an allen Stöcken derselben Art oder auch nur durch alle Verzweigungen desselben Stockes hindurch die gleiche Wendung zeigt (Canna und Musa); bei den allermeisten Gewächsen wechselt die Blattstellung nicht nur von Stock zu Stock, sondern auch häufig von Zweig zu Zweig ihre Wendung, ja es gibt selbst Fälle, wo sie von Cyclus zu Cyclus umwendet und endlich sogar von Blatt zu Blatt.“

Ferner auf S. 185: „In den bisher genannten Fällen war die verschiedene Wendung der Blattstellung immer noch an verschiedenen Achsen vertheilt; es gibt aber auch eine wirkliche Umwendung der Blattstellung an derselben Achse! Eine solche findet sich zwar äußerst selten bei unabgesetzt fortlaufender Spiralstellung, häufiger dagegen bei Cyclenweise absetzender, so dass die Blattstellung entweder von Cyclus zu Cyclus regelmäßig mit Umwendung fortschreitet, was bei manchen Quirlstellungen außerhalb der Blüthe vorkommt, oder nur gewisse Cyclen mit Umwendung an die vorausgehenden angeschlossen werden, was in den Blüthen nicht selten ist, am häufigsten wohl beim Übergang zum Fruchtblättercyclus. Die regelmässig von Cyclus zu Cyclus sich wiederholende Umwendung ist nirgends häufiger als bei Paaren, wodurch mit Prosenthese vereint eine eigene Art (wechselwendiger) Decussation entsteht (Cuphea, Melastomae), welche von der gleichwendig fortgeführten Decussation (z. B. der Caryophylleen) wohl unterschieden werden muß.

Was endlich die Wendung von einem Blatte zum andern anbelangt, so findet sich diese ganz besonders bei $^1/_2$-Divergenz der Blätter, wovon man sich an jedem Grase aus der Rollung der Blattscheiden überzeugen kann; ja dieser Fall ist sogar bei zweizeiligen Blättern der häufigere, so dass man Mühe hat, ein überzeugendes Beispiel gleichwendig fortlaufender $^1/_2$-St. aufzufinden (Calla aethiopica gehört hierher). Seltener und seltsamer ist die Wendung von Blatt zu Blatt bei anderen Divergenzen, z. B. bei $^3/_8$-Divergenz an den Zweigen der Linde, wobei die Laubblätter des Zweigs alle nach einer Seite (nach Unten) convergiren, wie an den Blattnarben deutlich zu sehen. Diess ist nun ein Beispiel der äußeren Erscheinung nach wirklich nicht spiraliger Blattstellung, wobei jedoch die blattbildende Bewegung nichts desto weniger spiralig gedacht werden muss, nur von Blatt zu Blatt umwendend."

Die von Schimper geschaffene, von Braun hier auszugsweise dargelegte Blattstellungslehre war von Anfang an formvollendet und konsequent durchgeführt. Die wesentlichsten Irrtümer ergaben sich aus der Tatsache, daß sämtliche Beobachtungen, die als Grundlage dienten, sich auf bereits fertige Formen bezogen, da das embryonale Gewebe selbst und die wichtigste Phase der embryonalen Blattanlage am Vegetationspunkt damals noch nicht bekannt waren. Die durch Schleiden angeregte entwicklungsgeschichtliche Forschung hat erst die Überprüfung der Grundlagen ermöglicht. Wie in der Einleitung bereits erwähnt, ist dann seit Hofmeister (1868) der ersten Organanlage am Vege-

tationspunkt in allen Blattstellungsfragen allgemein die Hauptbedeutung beigemessen worden. Anstatt daß nun die durch die Revision festgestellten Tatsachen zur Umgestaltung und Neubildung der allgemeinen Vorstellungen dienten, führte ihre Kenntnis bloß zur vollkommenen Ablehnung der gesamten Spiraltheorie und der durch sie begründeten Blattstellungslehre. Was wurde statt dessen geboten? Von Hofmeister an waren die Botaniker, die sich mit Blattstellungsfragen befaßten, im Banne ihrer „Kausaltendenz".

Die formale Morphologie steht ungefähr im selben Verhältnis zur experimentellen, wie im Staatsleben die gesetzgebende Körperschaft zur Regierung. Hat sich die Unzweckmäßigkeit eines Gesetzes erwiesen, so muß es auf demselben Wege durch ein neues, den Lebensverhältnissen besser angepaßtes Gesetz ersetzt werden. Stets muß aber normalerweise das Gesetz das Staatsleben regeln, und die Regierung ihre Handlungen auf dem Gesetz aufbauen.

Die formale Morphologie hat die Aufgabe, die Grundlage für die Auffassung der Gestaltungsverhältnisse zu schaffen, indem sie die Verhältnisse im einzelnen untersucht, um sie in ihrer Gesamtheit auf allgemeine Prinzipien zurückzuführen. Erst wenn die Frage „wie?" beantwortet ist, kann und soll das „Warum?" untersucht werden.

Die Spiraltheorie wurde gestürzt, und zwar durch verbesserte und verfeinerte rein morphologische Untersuchungsmethoden. Anstatt nun die sich als unrichtig erweisenden allgemeinen Vorstellungen durch bessere und richtigere zu ersetzen, wurde auf dieselben überhaupt verzichtet und die organische Gestaltung im Pflanzenreich von jedem Blattstellungsforscher aus einer unmittelbaren, willkürlich angenommenen Ursache abgeleitet. Beginnend mit Hofmeister, suchte und fand jeder eine andere Ursache. Es konnte aber auf diesem Wege kein Fortschritt erzielt werden, da es stets bloß einzelne Folgeerscheinungen waren, denen eine ursächliche Bedeutung zugeschrieben wurde. Die wirkliche Ursache aber (d. h. diejenige, die sich in der Gestaltung auswirkte) lag in der Gesamtorganisation der Pflanze, die man nur dann versteht, wenn man das Besondere vom Typischen trennt und beides auf allgemeine Prinzipien zurückführt. Darauf wurde aber verzichtet und auf diese Weise die Lösung eines morphologischen Problems mit nicht morphologischen Mitteln versucht.

Sachs (18) faßt allerdings diese Entwicklung in seiner inhaltsreichen interessanten „Geschichte der Botanik" von 1875 als die einzig richtige auf. Er sagt auf S. 181: „Der Grundfehler der Blattstellungstheorie (v. Schimper) liegt viel tiefer, als es auf den ersten Anblick

scheint. Es ist auch hier die idealistische Auffassung der Natur, die von dem Causalnexus nichts wissen will, weil sie die organischen Formen für immer wiederkehrende Nachbildungen ewiger Ideen nimmt und diesem platonischen Gedankenkreise entsprechend, die Abstraktionen des Verstandes mit dem objectivem Wesen der Dinge verwechselt. Diese Verwechslung aber zeigt sich in der Lehre Schimpers darin, dass er die willkürlichen, wenn auch von seinem Standpunkt aus höchst zweckmäßigen geometrischen Construktionen, die er auf die Pflanze überträgt, für wesentliche Eigenschaften der Pflanzen selbst hält, dass er die vom Verstande bewirkte Verknüpfung der Blätter durch eine Spirallinie für eine in der Natur der Pflanze liegende Tendenz nimmt. Schimper übersah bei seinen Construktionen, dass, weil ein Kreis durch Umdrehung eines Radius um einen seiner Endpunkte construirt werden kann, daraus noch nicht folgt, dass kreisförmige Flächen in der Natur auf diese Weise wirklich entstanden sein müssen, mit anderen Worten, er übersah, dass die geometrische Betrachtung räumlicher Anordnungen, so nützlich sie sonst sein mag, keine Auskunft über die Ursachen ihrer Entstehung gibt. Für Schimpers Standpunkt war das aber eigentlich kein Übersehen, denn wirkende Ursachen im Sinne der ächten Naturwissenschaft würde er bei der Erklärung der Pflanzenform wohl kaum zugelassen haben."

Noch klarer kommt die materialistisch-mechanistische Auffassung von Sachs in den einleitenden Worten der Arbeit „Stoff und Form der Pflanzenorgane" von 1882 (19) zum Ausdruck: „Ein fundamentaler Uebelstand, an welchem die bisherige Morphologie leidet, liegt darin, dass sie die Formen der Pflanzenorgane ohne jede Rücksicht auf ihre materielle Beschaffenheit betrachtet; die Form eines Organs wie die einer ganzen Pflanze wird von ihr als etwas für sich Existirendes, unabhängig von jeder materiellen Grundlage angesehen. Daraus folgt aber ohne Weiteres, dass die bisherige Morphologie nur mit begrifflichen Classificationen der organischen Formen sich beschäftigen kann; die causale Auffassung der Formen ist bei diesem Standpunkt der Morphologie eo ipso ausgeschlossen, denn von Causalität kann nur da die Rede sein, wo es sich um die Materie der Dinge, und nicht bloss um ihre abstracte Form handelt, weil Materie und Causalität im Grunde identische Begriffe sind. Soll also die Morphologie in die Reihe der ächten Naturwissenschaften eingeführt werden, soll sie es versuchen, das Princip der Causalität auch auf die Pflanzenformen anzuwenden, so ist der erste Schritt, der hier geschehen muß, die Berücksichtigung der materiellen Beschaffenheit der Organe, denn nur in dieser können die Ur-

sachen ihrer Formen gesucht werden. Wie die Form eines Wassertropfens oder eines Krystalls der nothwendige Ausdruck von Kräften ist, welche die betreffende Materie unter dem Einfluß ihrer Umgebung beherrschen, so kann auch die organische Form nur der äußerliche Ausdruck von stoffbewegenden Kräften sein, die sich in der Pflanzensubstanz geltend machen."

Selbst angenommen, daß „Materie" und „Kausalität" identische Begriffe seien, ist damit noch nicht erwiesen, daß die die „Materie" beherrschende Gesetzmäßigkeit ausreicht, um die Gestaltungen der „Materie" zu erklären. Es liegt hier bei Sachs ein offenbarer Irrtum vor, denn ganz allgemein kann bekanntlich derselbe Stoff für die verschiedensten Formgestaltungen verwandt werden, ebenso wie im Gegenteil — verschiedenartiger Stoff für dieselbe Formbildung: aus Ziegelsteinen können Wohnhäuser, Kirchen, Backöfen u. s. w. erbaut werden, es können aber auch Kirchen aus Holz, Naturstein und anderem Material geschaffen werden. Es kommt hier nicht auf die materielle Beschaffenheit des Stoffes an, sondern auf seine räumliche Anordnung, diese allein bedingt die Gestaltung. Die räumliche Anordnung ist aber nur aus der Anschauung zu erkennen: der Vergleich der Formen, ihrer Entwicklungsgeschichte und Struktur der Gestaltung ist die einzige Quelle für das Verständnis der sie bedingenden Gesetzmäßigkeiten. — (Vgl. W. Troll, 25.)

Der weitere Verlauf der Blattstellungsforschung wird in der „Geschichte der Botanik" auf S. 183 folgendermaßen geschildert: „Die mit dem Beginn der vierziger Jahre begründete genetische Morphologie vertrug sich, so gut es eben gehen wollte, mit der auf ganz anderem Princip aufgebauten Blattstellungslehre; der Hauptsache nach gingen beide ungestört nebeneinander her, bis 1868 Hofmeister in seiner allgemeinen Morphologie das Princip der Schimperschen Theorie selbst angriff und an die Stelle der rein formalen eine genetisch mechanische Erklärung der Stellungsverhältnisse zu setzen suchte; ein Versuch, der zwar noch nicht, wie diess in der Natur der Sache liegt, zu einer in sich abgerundeten Theorie geführt hat, dafür aber die Keime einer weiteren Entwicklung dieser wichtigen Lehre enthält, deren Darstellung jedoch nicht in den Rahmen unserer Geschichte gehört."

Die Entwicklung von 1868 bis heute liegt nun vor uns: eine Reihe von Forschern, darunter hervorragende Köpfe, suchen unentwegt die unmittelbare Ursache der Blattstellung — wie einen verlorenen Gegenstand. Alle diese Bemühungen sind erfolglos geblieben und hatten einen Stillstand dieses Zweiges der Botanik zur Folge, aus dem es

in derselben Richtung keine Fortführung mehr gibt. Bedingt wird diese Entwicklung in der Morphologie durch die psychische Einstellung der Botaniker, durch ihre „Kausaltendenz".

Für Hofmeister waren es die Raumverhältnisse und die Spannungsverhältnisse der Zellmembranen, für Schwendener — Kontakt-, Zug- und Druckverhältnisse, für Schumann, van Iterson, Schuepp — die Gestalt der Blattscheiden, für Schoute — Knospen- und Blatt-„Stoffe" — die unmittelbaren Ursachen der jeweiligen Gestaltung. Wie die später einsetzende Kritik zeigte, waren es jedesmal entweder Folgeerscheinungen, oder bloß in der Phantasie des betreffenden Botanikers bestehende Faktoren, denen die Bedeutung unmittelbar wirkender Ursachen zugesprochen wurde (vgl. die Einleitung).

Es ist aber vollkommen unmöglich, aus einer unmittelbaren Ursache die organische Gestaltung in ihrer Gesamtheit zu erklären, ebenso wie die Analyse der Muskelbewegung des Setzers nicht zum Verständnis des gedruckten Buches führen kann, denn die Muskelbewegung des Setzers ist eine Folgeerscheinung des vom Autor verfaßten Textes, trotzdem sie als unmittelbare kausale Bedingung bei der Drucklegung wirksam ist.

Die Biologie ist die Lehre von den Lebenserscheinungen. Dieselben können nur dank den sie unmittelbar bedingten Prozessen in Erscheinung treten. Alle realen Prozesse folgen den Gesetzen der Physik und Chemie, daher können diese Disziplinen als die allgemeinen Naturwissenschaften bezeichnet werden (es unterstehen ihnen die belebten und unbelebten Körper in gleichem Maße). Das, was die Lebewesen im besonderen auszeichnet und nicht durch die physiko-chemische Analyse erfaßt werden kann, ist ihre Gestaltung und Struktur. Die Gestaltungsverhältnisse können nur aus der Anschauung erkannt werden, wobei der Vergleich der Formen unter Berücksichtigung ihrer gesamten ontogenetischen Entwicklung die Quelle für ihr Verständnis darstellt.

Die Einzelprozesse, aus denen sich die Lebensprozesse zusammensetzen, sind auch in der unbelebten Natur denkbar; anders steht es um die Gestaltung der Organismen, diese wird ausschließlich durch das von uns als Leben bezeichnete Phänomen bedingt. Daher ist die Lehre von den Gestaltungsverhältnissen, die Morphologie, als die spezifisch-biologische Wissenschaft zu betrachten, während die mit physikalisch-chemischen Mitteln arbeitende Physiologie den Charakter einer auch auf die Lebewesen bezogenen allgemeinen Naturwissenschaft trägt, an den Organismen bloß den auf analytischem Wege faßbaren kausalen Zusammenhang der Erscheinungen behandelt und dadurch nur

die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten aufdeckt; das spezifisch biologische Gestaltungsproblem kann also von der Physiologie gar nicht erfaßt werden.

[1]) Indem wir uns daher bewußt jeder Erwägung entziehen, die eine kausale Begründung einschließen könnte, wenden wir uns den wichtigsten heute feststehenden Tatsachen zu, die die Grundlage der Schimperschen Blattstellungslehre erschüttern:

1. Normal geht die Blattbildung nicht in einer Spirallinie vor sich: das Blatt entsteht aus einem wellen- oder faltenartigen Höcker am Vegetationspunkt ohne zeitliche Bevorzugung einer der beiden Blatthälften, auch dann, wenn die Blätter untereinander in spiraliger Folge am Vegetationspunkt entstehen;

2. in gleicher Höhe können am Vegetationspunkt 1, 2, 3, 4 und mehr Blätter vollkommen gleichzeitig angelegt und ausgebildet werden; dieses findet dann statt, wenn die Sproßachse und gewöhnlich auch die Blätter symmetrisch wachsen;

3. neben symmetrischen Gestaltungen sind asymmetrische im Pflanzenreich weit verbreitet, sie drücken sich aus in der Gestalt des Vegetationspunktes, der Blätter, ihrer Anordnung und Entstehungsfolge. Je nach der Art der Asymmetrie ist die Gestaltung verschieden als Pendelsymmetrie, dorsiventrale, bilaterale, spirotrophe Ausbildung u. a. m. (Goebel, 11).

Die Symmetrieverhältnisse sind es also vor allem, die die Vorstellung von der Entwicklung in geradlinigen oder spirotroph gewundenen Bahnen bedingen.

Goethes Vorstellung von der Vertikal- und Spiraltendenz als auch Schimpers und Brauns Spiraltheorie entsprechen nicht mehr den uns bekannten Tatsachen, und wir geben sie auf. Im Gegensatz zu Goethes Vorstellungen müssen wir feststellen, daß die Entwicklung in einer räumlich begrenzten Sproßzone entweder geradlinig, oder gewunden verläuft, daher können nach unseren jetzigen Vorstellungen zwei angenommene Tendenzen wie die Vertikaltendenz, oder besser Orthodromtendenz[2]), und die Spiraltendenz, oder besser Spirodrom-

---

1) Vgl. W. Troll, „Grundprobleme der Pflanzenmorphologie und der Biologie überhaupt", Biologisches Zentralblatt 1929, S. 43. (Auf S. 53: „Vor allem jedoch interessiert uns im Hinblick auf die einleitend erörterten Probleme die Feststellung, daß hier eine grundlegende Einsicht ohne jedes kausale Moment gewonnen wurde. Der Begriff taucht in der ganzen Darstellung überhaupt nicht auf".)

2) Diesen von mir gesuchten Ausdruck verdanke ich der freundlichen Empfehlung des Herrn Dr. K. Silberschmidt.

tendenz, nie gleichzeitig im selben Sproßabschnitt in Erscheinung treten.

Sachs sagt in seiner „Geschichte der Botanik“ (18) auf S. 180: „. . . und eine tiefere Erwägung mußte zeigen, daß in der Annahme einer solchen Spiraltendenz überhaupt ein naturwissenschaftliches Princip, durch welches die Erscheinungen wirklich erklärt werden können, ebensowenig liegt, wie etwa in der Annahme, daß die Himmelskörper eine Tendenz zur elliptischen Bewegung besitzen, weil sie sich gewöhnlich in Ellipsen bewegen“.

Wir nehmen an, daß die Himmelskörper passiv, durch die Einwirkung äußerer Kräfte, in Bewegung geraten sind und durch ihre Trägheit und gegenseitige Massenanziehung sich in elliptischen Bahnen bewegen. Dagegen beziehen sich die angenommenen „Orthodromtendenz“ und „Spirodromtendenz“ ausschließlich auf innere Entwicklungsvorgänge organischer Formen, die sich in Struktur- und Formverhältnissen kundtun.

Sachs vergleicht somit ungleichwertige Erscheinungen.

Die blattbildenden Sprosse der höheren Pflanzen lassen sich also in zwei große Gruppen einteilen:

| A: | B: |
|---|---|
| Die Entwicklung erfolgt in geraden Bahnen, ist orthodrom. | Die Entwicklung erfolgt in gewundenen Bahnen, ist spirodrom. |

Eine Entwicklung, die in Bahnen verläuft, können wir als Entwicklungsstrom[1]) bezeichnen.

Die Blätter entstehen am embryonalen Vegetationspunkt als wellenartige Höcker. Der Rhythmus dieser wellenartigen Blattbildung ist für jede Form charakteristisch. Während der Rhythmus der Blattbildung von der Richtung des Entwicklungsstromes unabhängig zu sein scheint, besteht zwischen der Richtung des Entwicklungsstromes und den Divergenzen nachgewiesene Beziehung (Fig. 10 e, g, 11 c, 23).

Die $^1/_2$-Stellung der Monokotylen und die dekussierte der Dikotylen gehören nach dieser Auffassung in die Gruppe A. Sie unter-

1) Der Entwicklungsstrom muß als autonom bezeichnet werden: er verwirklicht in der Gestaltung die durch die Eigenschaften des betreffenden lebenden Protoplasmas gegebenen Bedingungen — im Bereiche des mechanisch Möglichen. Die kausale Forschung hat bisher in Blattstellungsfragen fast ausschließlich die äußeren mechanischen Bedingungen ins Auge gefaßt, die aber sekundären Charakter haben. Die Gestaltung wird durch Faktoren bedingt, die im Plasma festgelegt sind (vgl. Einleitung S. 88; Winkler, 26, S. 72).

scheiden sich bloß durch die Zahl der in gleicher Höhe gleichzeitig angelegten Blätter und werden beherrscht durch das Gesetz der Äquidistanz (Goebel, 11) und Alternanz.

Alle anderen Stellungsverhältnisse der Monokotylen und Dikotylen lassen sich als abgeleitete auffassen, indem die orthodrome Entwicklung dank der einsetzenden Spirotrophie in spirodrome übergeht (Einleitung S. 88—91 und Fig. 8, 23 f.).

Die einmal eingeschlagene Richtung der Spirotrophie wird für gewöhnlich beibehalten. Doch konnten einige Fälle unzweifelhafter Umkehrung der Richtung festgestellt werden (Costus speciosus, Cordyline hybrida und C. rubra).

Die von Braun als Beispiele für die Umwendung der Spirale angeführten Fälle können heute in diesem Sinne nicht aufgefaßt werden: alle Sprosse mit $^1/_2$-Stellung, dekussierter und Quirlstellung sind orthodrom und gehören in die Gruppe A.

Bei Besprechung der wirteligen Blattstellung der Peperomien sagt Goebel (9, S. 78): „Wir können zwei Faktoren unterscheiden: einmal den, welcher eine Zusammenschiebung der Blätter bedingt, und den, welcher für ihre Divergenz maßgebend ist."

Unter „Zusammenschiebung" versteht Goebel ein „Zusammenbleiben" der Blätter in „Scheinwirteln", welche man auch als „sekundäre" Wirtel bezeichnen könnte im Gegensatz zu den „primären" zweizähligen echten Wirteln (S. 130)[1]). Dieses „Zusammenbleiben" zu 3, 4, 5 oder mehr Blättern wird durch einen Faktor verursacht, der beim Längenwachstum wirksam wird und die entsprechende Einschaltung eines gestreckten Internodiums bedingt.

Die Divergenz wird durch zwei Faktoren bedingt, die ihrer Art nach ungleichwertig sind. Die nähere Analyse führt zur Unterscheidung dreier Arten verschiedener Faktoren, die die Blattstellungsverhältnisse bei den Monokotylen und Dikotylen bestimmen:

### I. Primärer Faktor

bedingt die Zahl der gleichzeitig in selber Höhe am Vegetationspunkt angelegten Blätter

bei den Monokotylen — 1 Blatt,
bei den Dikotylen — 2 Blatt.

---

1) In extrem abgeleiteten Fällen muß aber infolge der „Abkürzung" des Entwicklungsvorganges eine „Zusammenschiebung" der Blätter tatsächlich angenommen werden. (Vgl. Anmerkung 2 S. 145.)

### II. Sekundärer Faktor

bedingt die Entwicklungsrichtung: in geraden Bahnen (orthodrom) oder gewundenen (spirodrom).

Bei orthodromer Entwicklung ergibt sich
bei den Monokotylen — $^1/_2$-Stellung,
bei den Dikotylen — $^1/_4$-Stellung dekussiert.

Bei spirodromer Entwicklung kommen die verschiedensten Spiralstellungen zustande, sie sind
bei den Monokotylen — zweizeilig gewunden (aus der $^1/_2$-Stellung),
bei den Dikotylen — vierzeilig gewunden (aus der dekussierten Stellung).

Theoretisch sind ferner folgende Stellungsverhältnisse möglich:

3 Blatt auf gleicher Höhe:
bei orthodromer Entwicklung — 3gliedrige alternierende Wirtel,
bei spirodromer Entwicklung — 6zeilig gewundene Spiralstellung;

4 Blatt auf gleicher Höhe:
bei orthodromer Entwicklung — 4gliedrige alternierende Wirtel,
bei spirodromer Entwicklung — 8zeilig gewundene Spiralstellung;
usw. Ob diese Stellungsverhältnisse in der vegetativen und reproduktiven Phase in Wirklichkeit vorkommen, wird die weitere Forschung zeigen.

### III. Tertiärer Faktor

bedingt die sekundäre Wirtelbildung durch Einschaltung eines gestreckten Internodiums beim Längenwachstum. Setzt dieser Faktor relativ spät ein, so entstehen „Scheinwirtel", deren sekundäre Natur ohne weiteres zu erkennen ist:

Beispiel für die Monokotylen — Polygonatum verticillatum,
Beispiel für die Dikotylen — Peperomia verticillata.

Faktor I ist als ursprünglich und relativ konstant für die Monokotylen und Dikotylen anzusehen.

Faktor II bedingt einen labilen Zustand, desgleichen Faktor III.

Aus der Kombination dieser drei Faktoren ergeben sich bei den Monokotylen und Dikotylen die verschiedensten Blattstellungsverhältnisse.

Wenn am Vegetationspunkt in gleicher Höhe bei den Monokotylen mehr als ein Blatt, bei den Dikotylen mehr als zwei Blatt angelegt werden, so kann das auf verschiedene Art geschehen:

1. Es kann, durch den primären Faktor bedingt, ursprünglicher Natur sein, wie z. B. in der Blütenregion vieler Monokotylen und Dikotylen[1]);

2. es ist aber auch denkbar, daß der „tertiäre" Faktor, der die Einschaltung des gestreckten Internodiums beim Längenwachstum bedingt, parallel mit einer früheren Anlage der entsprechenden Blätter schon sehr früh in Erscheinung tritt und dadurch die Bildung scheinbar echter Wirtel mitbedingt. Es würde also in diesem Falle die Wirtelbildung auf eine Weise erfolgen, die prinzipiell der Gestaltung bei der Peperomia gleichwertig wäre, der Entwicklungsvorgang wäre aber bloß durch die „Abkürzung" nicht ohne weiteres mehr zu durchschauen.

Es hängt dann vom „sekundären" Faktor ab, d. h. von dem Umstand, ob die Entwicklung in orthodromen oder spirodromen Bahnen erfolgt, — wie viele Blätter im Wirtel letzten Endes angelegt werden.

Theoretisch lassen sich die beiden Entwicklungsformen scharf trennen, in Wirklichkeit wird die Unterscheidung oft schwer fallen und nur durch den Vergleich verschiedener Entwicklungsstadien möglich sein[2]).

Es ist Aufgabe der formalen Forschung, das Zustandekommen der Blattstellung in jedem einzelnen Falle aufzuweisen, erst dann kann die kausale Forschung einsetzen (vgl. Einleitung S. 6: Goebel 1913, 9, S. 84, 86).

Die weitere analytische Forschung hat es zur Aufgabe, die unmittelbaren inneren Ursachen aufzuweisen, die die Verwirklichung der Gestaltung bedingen, und den Einfluß äußerer Faktoren klarzulegen. Dieses ist Aufgabe der mit physiologischen Mitteln arbeitenden experimentellen Morphologie.

---

1) An Keimpflanzen von Loasa aurantiaca, die normal dekussierte Blattstellung hat, konnte ich folgende Beobachtungen machen: von etwa 35 Exemplaren hatten 4 drei Kotyledonen. 2 Exemplare gingen bald zugrunde. Die beiden übrigen waren von einander abweichend: bei dem einen setzte auf die drei Kotyledonen dekussierte Blattstellung ein, die weiterhin beibehalten wurde. Das andere entwickelte dreizählige, alternierende Wirtel. Zur Zeit der Niederschrift dieser Zeilen hat dies Exemplar 9 alternierende dreizählige Wirtel (die Kodyledonen mitgerechnet).

Den Vegetationspunkt habe ich nicht untersucht. Im Hinblick auf die augenscheinliche Entwicklung in orthodromen Bahnen betrachte ich diese Wirtel als primär.

(Die Samen der Loasa aurantiaca verdanke ich dem Botanischen Garten in Glasgow.)

2) Vgl. Hirmer, 1922, 13: Antirrhinum majus, S. 68, Fig. 68, 69, 71; Axyris amaranthoides, S. 73, Fig. 79; Chenopodium botrys, Fig. 80 u. a. m.

Auf diese Weise müssen wir heute drei Wendepunkte in der Blattstellungsforschung unterscheiden: Schimper (1830), Hofmeister (1868) und Goebel (1913).

An die Stelle der Spiraltheorie, die die Schimpersche Blattstellungslehre begründete, tritt die bildliche Vorstellung eines Entwicklungsstromes in orthodromen oder spirodromen Bahnen.

## Ergebnisse.

1. Der nicht zu verkennende Umweg der Blattstellungsforschung von Hofmeister (1868) an bis 1913 wurde durch die „Kausaltendenz" der Botaniker bedingt, indem ein rein morphologisches Problem mit physiologischen Methoden behandelt wurde. — Die für Hofmeister bei der Untersuchung der Blattstellungsverhältnisse charakteristische kausale Fragestellung wurde von allen Nachfolgern beibehalten. Die kausale Erforschung der Blattstellungsverhältnisse hat bis zur Gegenwart fast ausschließlich negative Ergebnisse gezeitigt. Die nachträgliche Kritik hat stets nachweisen können, daß dem betreffenden Faktor, der als unmittelbar die Blattanlage bedingende Ursache angenommen wurde, keine ursächliche Bedeutung zugesprochen werden konnte. (Hofmeister — Membranspannung; Schwendener — Kontakt-, Zug- und Druckverhältnisse; Schumann, Schuepp, van Iterson — Asymmetrie der Teilkörper; Schoute — Knospen- und Blatt-„Stoffe".) Die „Ursachen" der Blattstellung erwiesen sich als Folgeerscheinungen oder unbeweisbare Faktoren (Schoute).

2. Goebel weist der Blattstellungsforschung 1913 durch die Arbeit „Scheinwirtel" (Flora) den Weg genetisch-vergleichender Betrachtung.

3. Die rein formale Betrachtung der Blattstellungsverhältnisse hat sich als außerordentlich fruchtbar erwiesen: sie führte Goebel zur Vorstellung von der zweizeiligen Natur der Blattstellung bei den Monokotylen, und der dekussierten — bei den Dikotylen. Von diesen Stellungen lassen sich alle übrigen Stellungsverhältnisse ableiten, sie werden erzielt durch asymmetrisches Wachstum des Sproßscheitels.

4. Hirmers Arbeit „Zur Lösung des Problems der Blattstellungen" (Jena 1922) bewegt sich in den von Goebel vorgezeichneten Bahnen.

5. Hirmers Feststellungen betreffend die Limitdivergenz bringen 1922 eine Bestätigung der von van Iterson 1907 unter P. 8 der „Erfahrungstatsachen" definierten Befunde; prinzipiell Neues fügen sie nicht hinzu.

6. Hirmer führt in seiner Arbeit von 1922 (13) an: erstens, daß die morphologischen Verhältnisse am Vegetationspunkt in den speziellen Arbeiten vernachlässigt werden; zweitens, daß die Hauptaufmerksamkeit nicht der ersten Organanlage, sondern den sekundären Verschiebungen gewidmet werde; drittens, daß dabei die sekundäre Natur derselben nicht erkannt werde. Diese Annahmen beruhen auf einem Irrtum: seit Hofmeister (1868) wird den Verhältnissen am Vegetationspunkt die Hauptaufmerksamkeit geschenkt, und zwar der ersten Organanlage; von allen Autoren wird die untergeordnete Bedeutung der sekundären Verschiebungen betont.

7. Die zweizeilige Natur der Blattstellung der Monokotylen konnte für Vertreter der verschiedensten systematischen Gruppen am Hauptsproß ontogenetisch nachgewiesen werden (Hirmer, 13). Dasselbe bestätigt in vielen Fällen die Alternanz von fertilen und sterilen Blättern.

8. Die Blattstellung der Achselsprosse der Monokotylen ist entweder median distich, oder transversal distich, oder spirotroph-distich aus medianer oder transversaler Distichie.

9. Das den Achselsprossen vieler Monokotylen eigentümliche „adossierte Vorblatt" ist in den Fällen medianer Distichie als einheitliches Blatt aufzufassen.

Bei transversaler Distichie fehlt entweder das typische „adossierte" Vorblatt vollkommen (Stratiotes aloides, Fig. 3 e, Hydrocharis morsus ranae, Fig. 1 b, Hydromistria, Fig. 1 c, Amomum granum paradisici, Fig. 2 d, e), oder es ist ein „zweikieliges" Doppelgebilde vorhanden, das als aus zwei lateralen verwachsenen Blättern bestehend anzusprechen ist (Gramineen, S. 14, Costoideen, Fig. 5, 6 a—d).

Dasselbe gilt entsprechend für die von medianer, resp. transversaler Distichie abgeleiteten Fälle.

10. Die zweizeilige Natur der Blattstellung der Costoideen läßt sich nachweisen sowohl an Keimpflanzen (Fig. 4 a, b), als auch an Achselsprossen (Fig. 4 c, d).

11. Die früh und stark ausgeprägte spirotrophe Entwicklung setzt bei den Achselsprossen der Costoideen unmittelbar an die transversale Distichie an. Auf die beiden verwachsenen lateralen Vorblätter folgen fertile Hochblätter und dann Laubblätter. Das Zustandekommen der scheinbar einzeilig gewundenen Blattstellung aus zwei gewundenen Zeilen läßt sich entwicklungsgeschichtlich an jedem Achselsproß nachweisen (Fig. 5, 6).

12. Der Querschnitt eines jungen Achselsproß-Vegetationspunktes ist oval, eines älteren Vegetationspunktes kreisrund, entsprechend dem anfangs relativ symmetrischen und später asymmetrischen Wachstum (Fig. 9 d, e).

13. E. Rüter (1918) nimmt für die Achselsprosse einer untersuchten Costus-Spezies mediane Distichie an. Entwicklungsgeschichtlich läßt sich aber transversale Distichie an Achselsprossen von Costus speciosus, Costus spec. (?), C. spicatus, C. niveus und C. Lucanusianus nachweisen. Die Angaben von E. Rüter lassen sich auf unberücksichtigte sekundäre Verschiebungen der Blattmedianen, durch Anschwellung des basalen Teiles der Achselsprosse bedingt, zurückführen (Fig. 7 a). In der lateralen Stellung der ersten Blätter zeigen die Costoideen deutliche Anlehnung an die Zingibereen (Amomum gr. par., Alpinia officinarum und speciosa, Elettaria cardamomum, Zingiber officinale und Z. zerumbet).

14. Goebel hat die wahre Natur der eigenartigen Costus-Blattstellung schon vor Jahren richtig erkannt und durch ein Schema 1920 klargelegt (Fig. 8).

15. Hirmer hat sich zu einer abweichenden Auffassung veranlaßt gesehen: er nimmt an, daß die Costoideen von der zweizeiligen Blattstellung ausgegangen seien, und ferner, daß durch Ausschaltung einer Zeile bloß eine einzige spirotrophe Blattzeile nachgeblieben sei; es ergibt sich somit eine Gestaltung, die rein äußerlich einer halben Gasteria-Pflanze entsprechen würde.

Wie oben gezeigt wurde, hat sich die Richtigkeit der ersten Annahme beweisen lassen (P. 10, Die zweizeilige Natur der Costus-Blattstellung). Die zweite Annahme, betreffend die Ausschaltung einer Zeile, widerspricht der Beobachtung. Daher ist die Aufstellung der Blattstellungskategorie „Stellungen mit Sektorausschaltung: Ausschaltung einer Blattzeile", für die als einziges Beispiel die „gedrehte Monostichie" der Costoideen angeführt wird, unbegründet. (Hirmer, „Zur Lösung des Problems der Blattstellungen", Jena 1922, S. 56.)

16. Die spirotrophe Entwicklung des Costus-Sprosses beruht auf asymmetrischem Wachstum des Sproß-Scheitels; das jeweils nächste Blatt erscheint als aus der zu erwartenden Lage „verschoben" (Fig. 11 a, b).

17. Die schematische Darstellung für das Zustandekommen der „gedrehten" zweizeiligen Organstellung aus Orthodistichie nach Hirmer 1922, S. 27, Fig. 46 entspricht allen den Fällen, in denen Blattasymmetrie mit geförderter Kathode die spirotrophe Entwicklung der Sproßachse begleitet, z. B. Aloe- und Cordyline-Arten u. a. m.

Spirotroph sind aber noch zahlreiche Formen, deren Blätter symmetrisch gebaut sind (alle Agaven u. a. m.).

Die Förderung der kathodischen Blatthälfte kann also unterbleiben. Die Art der spirotrophen Entwicklung in diesen Fällen wird durch die Fig. 11 a und Fig. 11 b schematisch dargestellt. (Der Stärkegrad der Spirotrophie ist dabei unwesentlich.)

18. A. Braun, Hofmeister, Schumann führen an, daß die Blattstellung der Costoideen anfangs oft $^1/_3$ sei, dann $^1/_4$ und am ausgebildeten Sproß $^1/_6$, $^1/_9$ bis $^1/_{12}$. Wollte man mit Hirmer die Blattstellung der Costoideen als einzeilig gewunden auffassen, so müßte man das umgekehrte Verhalten erwarten: Ausgangsstellung $^1/_{12}$ und — Hand in Hand mit der stärker ausgeprägten Spirotrophie — $^1/_9$, $^1/_6$, $^1/_4$ bis $^1/_3$, da die Asymmetrie mit der ontogenetischen Entwicklung sich steigert.

19. Hofmeisters Abbildung in „Allgemeine Morphologie der Gewächse", Fig. 135, S. 499 bezieht sich auf eine Costus-Infloreszenz. Hofmeister selbst vermutete aber, einen vegetativen Vegetationspunkt vor sich zu haben. Die Zeichnung gibt das Bild vollkommen richtig wieder. Schumanns Beanstandung beruht auf diesem Irrtum (Fig. 9 a und Fig. 9 b).

20. Die Hochblätter der Costus-Infloreszenz sitzen schräg an der Sproßachse, indem die kathodische Blatthälfte höher ist als die anodische (Fig. 9 c).

21. Am Querschnitt der Infloreszenz von Costus spicatus ist es zu erkennen, daß die Entwicklungsrichtung des Gewebes derjenigen der Blattstellung entgegengesetzt ist. Dieses wäre ein direkter histologischer Hinweis auf die Spirotrophie (Mikrophotographien in der Fig. 10a—h)[1]).

22. Die Costus-Sprosse sind oft stark gewunden und die Internodien um die eigene Achse gedreht. Die Windung erfolgt im Sinne der „einzeiligen" Blattstellung, die Torsion entgegengesetzt, also im Sinne der Spirotrophie. Um die Torsion an der Struktur des Gewebes zu erkennen, muß man die Blätter mit den Blattscheiden abpräparieren. Die Sprosse von Costus speciosus weisen schwache Torsion auf, die erst an älteren Internodien in Erscheinung tritt und die Blattstellung nicht wesentlich beeinflußt. Letztere wird vielmehr bei allen Costus-Arten von Anfang an am Vegetationspunkt festgelegt (Fig. 9a, b, e).

1) Dieses wäre der erste und bisher einzige histologische Nachweis der Spirotrophie.

An den älteren, stark gedrehten, Internodien gewundener Sprosse wird die endgültige Blattstellung durch die Torsion wesentlich mitbedingt (Fig. 21 B, C). Die Sprosse der einzelnen Costus-Arten sind nicht gleich stark gewunden (Fig. 20a—d). Wo die Windung auftritt, resultiert sie aus der Spirotrophie: je stärker letztere, desto gewundener ist der Sproß. Dieses illustriert deutlich die Infloreszenz (Fig. 22). Sowohl die Blattstellung, als auch die Sproßwindung sind somit bei den Costoideen Funktionen der Spirotrophie.

23. Die Richtung der spirotrophen Entwicklung der Monokotylen kann sowohl im Sinne des Uhrzeigers, als auch entgegengesetzt sein (z. B. Aloideen, Agavoideen u. a. m., Fig. 18A, B, C).

24. Mutterachse und Achselsprosse können sowohl homo- als antidrom sein (S. 110).

25. In Knospenlage liegt bei Costus speciosus die anodische Blatthälfte über der kathodischen.

26. Es konnte in zwei Fällen bei Costus speciosus und Costus spec. das unvermittelte Auftreten von doppelten Blattspreiten auf derselben einfachen Blattscheide beobachtet werden (Fig. 16a).

27. Bei Costus speciosus konnte ein Fall der Umkehrung der Blattstellung ohne Umkehrung der Spirotrophie beobachtet werden; die bis zum 35. Blatt dem Uhrzeiger entgegengesetzt gerichtete einzeilig gewundene Blattstellung nahm vom 36. Blatt in umgekehrter Richtung ihren Verlauf. Die nähere Untersuchung ergab, daß die Asymmetrie der Blätter nicht ungestimmt war. Somit dürfte keine Umwendung oder Umkehrung, sondern eine Überdrehung der Spirotrophie stattgefunden haben: die Divergenz der aufeinanderfolgenden Blätter vom Blatte 36 an muß also größer sein als $360^0$: $180^0 + x$, bei $x > 180^0$ (Fig. 13, 12b, c, 14).

28. Bei Costus speciosus konnte ferner ein Fall der Umkehrung der Blattstellung mit Umkehrung der Spirotrophie beobachtet werden: die Asymmetrie der Blätter nach der Umkehrung entsprach der neuen Richtung (Fig. 15).

29. Bei einem Exemplar Cordyline hybrida und drei Exemplaren Cordyline rubra im Münchener Botanischen Garten konnte echte Umkehrung der Spirotrophie beobachtet werden: sowohl die Blattstellung, als auch die Asymmetrie der Blätter wurde von einem bestimmten Blattpaar an ungestimmt (Fig. 17). Vorausgesetzt, daß diese Umstimmung in regelmäßigen Intervallen einsetzt (z. B. über einen Knoten), so ergibt sich „Pendelsymmetrie“ (Goebel 1928, Halophila, Rochea).

30. Najas mikrodon weist ein asymmetrisches Wachstum des Vegetationspunktes auf, das diese Pflanze bereits in der „morphologischen Periode“ (Sachs, Flora 1893, S. 227, „Über Wachstumsperioden und Bildungsreize“) als „embryonale“ Windepflanze erscheinen läßt (Fig. 19a).

31. Die Spirotrophie, die auf asymmetrischem Wachstum der Sproßachse beruht, bedingt sowohl die Blattstellung, als auch die gesamte Sproßentwicklung der Najas mikrodon- und Costus-Sprosse. Die Stärke der Spirotrophie, die Länge der Internodien, ihre eventuelle Torsion und die Form der Blätter bestimmen den habituellen Charakter der Pflanze.

32. Die dekussierte Natur der wirteligen Peperomia-Blattstellung läßt sich sowohl an der Gestalt des Vegetationspunktes älterer Sprosse und der Entstehungsfolge der Blattprimordien nachweisen, als auch an den Achselsprossen. Goebels Ausführungen (1913, 9) finden dadurch ihre volle Bestätigung.

33. Schoutes Ableitung der wirteligen Peperomia-Blattstellung von der spiraligen muß vor allem im Hinblick auf die angewandte Untersuchungsmethode als unzureichend bezeichnet werden, da bloß fertige Formen Berücksichtigung finden und nicht die für die erste Organanlage allein maßgebenden Verhältnisse am Vegetationspunkt.

34. Im Gegensatz zu Goethes Vorstellungen muß festgestellt werden, daß die Entwicklung in einer räumlich begrenzten Sproßzone entweder geradlinig oder gewunden verläuft.

35. An die Stelle der Spiraltheorie, die die Schimpersche Blattstellungslehre begründete, tritt die bildliche Vorstellung eines Entwicklungsstromes in orthodromen oder spirodromen Bahnen. Es können also zwei angenommene Tendenzen, wie die Vertikaltendenz, oder besser Orthodromtendenz, und die Spiraltendenz, oder besser Spirodromtendenz, nicht gleichzeitig im selben Sproßabschnitt in Erscheinung treten.

36. Während der Rhythmus der Blattbildung von der Richtung des Entwicklungsstromes unabhängig zu sein scheint, besteht zwischen der Richtung des Entwicklungsstromes und den Divergenzen nachgewiesene Beziehung (Fig. 10e, g, 11c).

37. Die Richtung des spirotrophen Entwicklungsstromes wird meist beibehalten, doch kann sie auch geändert werden und von einem bestimmten Blatt an entgegengesetzt verlaufen (Fig. 15, 17).

38. Die von A. Braun als Beispiele für die Umwendung der Spirale angeführten Fälle können heute in diesem Sinne nicht aufgefaßt werden: alle Sprosse mit $\frac{1}{2}$-Stellung, dekussierter und Quirlstellung sind orthodrom.

39. Die Blattstellungsverhältnisse der Monokotylen und Dikotylen werden von drei artverschiedenen Faktoren bedingt:

I. Primärer Faktor, bedingt die Zahl der gleichzeitig auf selber Höhe am Vegetationspunkt angelegten (Blätter bei den Monokotylen 1, bei den Dikotylen 2).

II. Sekundärer Faktor, bedingt die Entwicklungsrichtung in geraden Bahnen (orthodrom) oder in gewundenen (spirodrom).

III. Tertiärer Faktor, bedingt die sekundäre Wirtelbildung durch Einschaltung eines gestreckten Internodiums beim Längenwachstum.

40. Wir müssen heute drei Wendepunkte in der Blattstellungsforschung unterscheiden:

Schimper (1830) — formale Behandlung des Problems
Hofmeister (1868) — kausale „ „ „
Goebel (1913) — formale „ „ „

41. Aufgabe der mit physiologischen Mitteln arbeitenden experimentellen Morphologie ist es, die unmittelbaren inneren Ursachen, die die Verwirklichung der Gestaltung bedingen, und den Einfluß äußerer Faktoren klarzulegen.

1. Anmerkung: Die Figuren 1, 3b, c, d, e, 4a, c, d, 7c, d, 9d, e, 18, 19a sind im Jahre 1913 hergestellt worden, alle übrigen 1929—1930.
2. „ Die Zeichnungen zu folgenden Figuren sind mit dem Zeichenapparat R. Winkel hergestellt: 1a, b, c, 2a—f, 3a—e, 4b—d, 5a—f, 6a—d, 9a—e, 23a—e.
3. „ Bei der Reproduktion sind die Figuren wie folgt verkleinert worden: Auf $^1/_5$ 16; auf $^1/_8$ 1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 11, 12, 18; auf $^1/_{2,5}$ 23; auf $^1/_2$ 19.

Das schöne und reichliche Untersuchungsmaterial stammte fast durchweg aus dem Münchener Botanischen Garten.

Herrn Dr. W. Troll danke ich für einige wertvolle Literaturhinweise und die liebenswürdige Unterstützung aus seiner Privatbibliothek.

Herr Oberpräparator K. Hörger hat die Mikrophotographien zu den Fig. 10a—h und die Photographie in Fig. 7b hergestellt, wofür ich meinen besten Dank ausspreche.

## Literaturverzeichnis.


1) Braun, Alexander: Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen, 1831. Nova Acta Leop. Carol., Bd. 15.

2) — Dr. Carl Schimpers Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung nebst Andeutung der hauptsächlichen Blattstellungsgesetze und insbesondere der neuentdeckten Gesetze der Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Maaße. Flora 1835.

3) Church, A. H.: On the relation of Phyllotaxis to mechanical laws I—III. Oxford 1901—1903.

4) Darwin, Ch.: Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor Carus. Stuttgart 1899.

5) Dutrochet: Observations sur les variations accidentelles du mode, suviant lequel les feuilles sont disposées sur les tiges des végétaux in: Memoires I, pag. 238. Paris 1837.

5a) — Comptes rendus 1844, T. XIX, pag. 295 und Annales des scienc. natur., 3. Ser. Botan., T. II, pag. 163.

6) Engler, A.: Das Pflanzenreich 1900, 1906, 1928.

7) Engler, Adolf: Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin 1909.

8) Engler und Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien.

9) Goebel, K.: Morphologische und biologische Bemerkungen, 21. Scheinwirtel. Flora 1913, S. 71.

10) — Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung 1920 und 1924.

11) — Organographie der Pflanzen, 3. Aufl. Jena 1928.

12) Goethe: Goethes naturwissenschaftliche Schriften, Bd. I, herausgegeben von Rudolf Steiner. Stuttgart-Berlin-Leipzig, Union Deutsche Verlagsgesellschaft.

13) Hirmer, M.: Zur Lösung des Problems der Blattstellungen. Jena 1922.

14) Hofmeister, W.: Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.

15) Iterson, van: Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinen. Jena 1907.

16) Jost: Die Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Bot. Ztg. 1899.

17a) Raciborski, M.: Die Morphologie der Nymphaeaceen und Cabombeen. Flora 1894, S. 244.

17b) — Beiträge zur Kenntnis der Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora 1894, S. 92.

17c) — Über die Verzweigung. Annal. du jard. bot. de Buitenzorg 1900.

18) Rüter, E.: Über Vorblattbildung bei Monokotylen. Flora 1918.

19) Sachs, J.: Geschichte der Botanik. München 1875, Verlag R. Oldenbourg.

19a) — Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg. Leipzig 1882.

19b) — Über Wachstumsperioden und Bildungsreize. Flora 1893.

20) Schoute, J. C.: Beiträge zur Blattstellungslehre in: Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais, Vol. X, 1913; Vol. XI, 1914.

20a) — On Whorled phyllotaxis II. Late binding whorls of Peperomia. Extrait du Recueil des travaux botaniques Néerlandais, Vol. XXII, 1925.

21) Schuepp, O.: Zur Theorie der Blattstellung. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 39, 1921, S. 257.
22) — Untersuchungen und Konstruktionen zur Theorie der einfachen Spiralstellungen. Jahrb. für wissensch. Botanik 1928.
23) Schumann, K.: Morphologische Studien. Leipzig 1892.
24) Schwendener: Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.
25) Troll, W.: Organisation und Gestalt im Bereiche der Blüte. Berlin 1928.
26) Winkler, H.: Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen I und II. Jahrb. f. wissensch. Botanik 1901 und 1903.

## Nachtrag.

Nach Drucklegung vorliegender Arbeit habe ich mich leider davon überzeugen müssen, daß die Mikrophotographien in Fig. 10 durch die Verkleinerung bei der Reproduktion viel an Deutlichkeit eingebüßt haben. Im Hinblick darauf sei folgende Erklärung hinzugefügt.

Im Querschnitt eines embryonalen Sproßabschnittes scheinen die Zellen oft in gewissen Reihen angeordnet zu sein, die sich aber rein zufällig ergeben haben können und keinerlei Entwicklungstendenzen auszudrücken brauchen. Im Gegensatz zu diesen zufälligen Reihen glaube ich in einzelnen Abschnitten des Infloreszenz-Vegetationspunktes von Costus spicatus Zellreihen beobachtet zu haben, die die Entwicklungstendenz des Gewebes zum Ausdruck bringen. Diese Beobachtung ist an einer Reihe von frei präparierten und durchsichtig gemachten Vegetationspunkten gemacht worden und fand an Mikrotomschnitten ihre Bestätigung. Doch gebe ich gerne zu, daß diese Beobachtung durch eine größere Anzahl von Untersuchungen bestätigt werden muß, und ihr erst dann die Bedeutung eines histologischen Hinweises auf die Spirotrophie zukommen kann. — Interessenten stehen Abzüge der Originalaufnahmen jederzeit zur Verfügung. —

# Botanische Mitteilungen aus den Tropen.

Von **Wilhelm Troll** (München).

**(Ergebnisse der Sunda-Expedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft 1929/30.)**

## Vorbemerkung.

Unter diesem Sammeltitel gedenke ich eine Reihe speziellerer Abhandlungen zu veröffentlichen, denen Material zugrunde liegt, das ich während meiner Teilnahme an der von dem Zoologen Prof. J. W. Harms (Tübingen) geleiteten Sunda-Expedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft zu sammeln Gelegenheit hatte. Mein Hauptaugenmerk war dabei, gemäß den Zielen der Expedition, auf die Küstenformationen, besonders die Mangrovevegetation, gerichtet; daneben aber wurde auch die Pflanzenwelt des Binnenlandes und vor allem der Gebirgswälder, insonderheit deren Moos- und Farnflora, berücksichtigt und diese Funde werden in erster Linie den Stoff zu der hiermit begonnenen Serie von Arbeiten abgeben, die eröffnet wird durch eine Untersuchung über die interessante Lebermoosgattung Hymenophytum. Daran soll sich vorerst eine Arbeit über die noch wenig geklärte Blütenbiologie (namentlich die Periodizität im Aufblühen) des an den Küsten des Indischen Ozeans weit verbreiteten „Seegrases" Enalus acoroides anschließen. Die Mangrovestudien dagegen werde ich besonders und in geschlossenem Zusammenhang veröffentlichen, weil sie sehr ausgedehnt sind und eine Zerstückelung schlecht vertragen. Nur die Respirationsuntersuchungen an den Luftwurzeln von Sonneratia werden zunächst für sich erscheinen.

Es sei mir schon an dieser Stelle gestattet Herrn Prof. Harms für das Interesse, das er als Leiter der Expedition den Aufgaben des Botanikers stets entgegenbrachte, gebührend zu danken, nicht minder aber meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, ohne dessen großzügiges dienstliches Entgegenkommen und tatkräftige Unterstützung bei der vorgesetzten Behörde es mir kaum möglich gewesen wäre an der Reise teilzunehmen. Auch für die Überlassung eines Teils seiner Sammelausrüstung bin ich Herrn Geheimrat von Goebel zu großem Dank verpflichtet.

# I. Über Hymenophytum Dum. und seine Verbreitung im indo-malayischen und australen Florenreich.

Mit einem Anhang über
das Scheitelzellwachstum und die Wuchsformen
des Hymenophytumthallus.

Mit 34 Abbildungen, 4 Kartenskizzen und 2 Tabellen im Text.

---

Inhaltsübersicht.

Seite
Einleitung . . . . . 156
A. Hymenophytum Phyllantus und die bisher bekannten malayischen Formen der Gattung . . . . . 160
B. Die neuen malayischen Formen von Hymenophytum und die Gesamtverbreitung der Gattung . . . . . 164
C. Die systematische Stellung von Hymenophytum, besonders auf Grund des Baues der männlichen Sexualäste . . . . . 183
Anhang . . . . . 207

---

## Einleitung.

Die Gattung Hymenophytum hatte sehr wechselnde Schicksale. Obwohl sie schon Dumortier 1835 gut gekennzeichnet hatte[1]), wurden ihre Vertreter von den Autoren der Synopsis Hepaticarum[2]) — sei es daß sie diese Charakteristik nicht beachteten, sei es daß sie ihnen unbekannt blieb — dennoch in verschiedene Gattungen eingereiht. H. Phyllantus kam zu Blyttia, H. flabellatum dagegen wurde bei Symphyogyna belassen, wohin es durch einen Irrtum Montagnes[3]) geraten war.

Die Einreihung bei Symphyogyna stellte sich schon insofern als unrichtig heraus, als bei den Arten dieses Genus die Frucht nur eine einfache Umhüllung besitzt. Die Sporogone von Hymenophytum jedoch sind von einer doppelten Hülle umgeben, neben dem Perichaetium (Involucrum) ist ein Perianth vorhanden, die Gattung gehört also, wie Leitgeb[4])

1) Recueil d'observations sur les Jungermanniacées. Die Arbeit war mir leider nicht zugänglich. Ich zitiere nach Stephani, F., Species Hepaticarum I, p. 306. Genève et Bâle 1900.

2) Gottsche, C. M., Lindenberg, I. B. G. und Nees von Esenbeck, C. G., Synopsis Hepaticarum. Hamburg 1844.

3) Montagne, Voyage au Pôle Sud. 1842—1845. Vol. I, p. 216.

4) Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose. 3. Heft. Jena 1877.

ausführt, in die Formengruppe der Diplomitrien, zu der noch die Gattungen Blyttia und Mörckia gerechnet werden. Innerhalb dieser Gruppe ist sie dadurch ausgezeichnet, daß ihre Gametangien nicht auf der Oberseite des Thallus stehen, sondern auf kurz bleibende Ventralsprosse beschränkt sind, was Veranlassung gab zu dem Irrtum der älteren Autoren, daß hier die Gametangienstände in gleicher Weise sich auf der Unterseite des Thallus entwickelten wie bei der verwandten Gattung Blyttia auf dessen Oberseite[1]). Wir haben also bei Hymenophytum ein ähnliches Verhalten wie bei Aneura oder Metzgeria, wo die Gametangien ebenfalls kurz bleibenden Sprossungen des Thallus angehören: bei Aneura gehemmten Seitenästen, bei Metzgeria gestauchten Ventralsprossen.

Die Irrtümer der Synopsis Hepaticarum wurden einerseits durch Mitten, andererseits durch Gottsche beseitigt. Ersterer[2]) erkannte an der „Blyttia Phyllantus" der Synopsis „the ventral origin of its perianth" und gründete darauf seine Gattung Podomitrium. Für „Symphyogyna flabellata" machte auf die gleiche Eigentümlichkeit Gottsche[3]) erneut aufmerksam und schlug für die Pflanze das neue Genus Umbraculum vor. Vegetativ sind die beiden Formen allerdings auf den ersten Blick scharf getrennt. Podomitrium hat einen niederliegenden, meist ungeteilten Thallus, Umbraculum dagegen, wie der Name schon ausdrückt, einen schirmförmig ausgebreiteten, vielfach gegabelten Vegetationskörper auf einem längeren aufgerichteten Stiel. Allein dieser Unterschied rechtfertigt ebensowenig eine generische Trennung wie bei Symphyogyna oder Blyttia, wo ebenfalls neben kriechenden, einfach thallosen Formen solche vorkommen, die, wie Blyttia decipiens, einen nach Art eines kleinen Hymenophylleenblattes[4]) ausgebreiteten, reich verzweigten Thallus besitzen[5]). Wichtig ist in erster Linie der Bau und die Anordnung der Geschlechtsäste und diese stimmen bei Podomitrium und Umbra-

1) So sagt Labillardière von Hymenophytum flabellatum (seiner Jungermannia flabellata): „foeminei flores sub frondis sinubus" (Flora Nov. Holl. II, tab. 254, Fig. 1).

2) Flora Novae-Zelandiae, Part II: Flowerless Plants (Bd. II von Hooker, J. D., The Botany of the antarctic Voyage). London 1855, p. 164.

3) Hepatologische Notizen. I. Über Symphyogyna flabellata Auctor. Bot. Zeitung XIX, 1861.

4) Vgl. den Species-Namen von Symphyogyna Hymenophyllum und Anm. 5 auf S. 189!

5) Vgl. Goebel, K., Organographie der Pflanzen II, 3. Aufl., p. 695 f. und Campbell, D. H., The structure and development of Mosses and Ferns. New York 1905, p. 87 f.

culum nicht nur im wesentlichen überein, sondern ordnen sich auch zwanglos in eine mit der Differenzierung des Vegetationskörpers gleichlaufende Reihe, so daß die Aufteilung der Gattung Hymenophytum mit der Sprengung einer durchaus einheitlichen Formengruppe gleichbedeutend wäre. Das aber liegt nicht im Sinne einer natürlichen Einteilung und Systematik und deshalb ist auch Stephani[1]) für die Wiederbegründung des schon von Dumortier aufgestellten Genus eingetreten.

Die Gattung Hymenophytum war ursprünglich nur aus dem australisch-neuseeländischen Florengebiet bekannt, besonders aus Neuseeland, Tasmanien und Viktoria. Später beschrieb Stephani[2]) eine andere, äußerlich H. Phyllantus recht ähnlich sehende Art aus dem Herb. Brotherus, die H. N. Ridley im Jahre 1894 am Bukit Junit auf der Insel Singapore gesammelt hatte: das Hymenophytum malaccense[3]). In den Species Hepaticarum[4]) ist für dieses sodann auch Neukaledonien als Fundort angegeben. Von dort kam später noch eine weitere Art mit ungegliedertem Thallus hinzu, das H. marginatum St.[5]), das durch „marginibus parvicellularibus, limbum bene definitum formantibus" ausgezeichnet und darin anscheinend gut von H. malaccense unterschieden ist.

Pflanzengeographisch war die Auffindung von H. malaccense auf der Insel Singapore, wie schon Stephani bemerkte, deshalb von großem Interesse, weil damit die bisher nur aus dem australischen Gebiet bekannte Gattung auch für den malayischen Archipel nachgewisen war. In diesen sollte aber nach den Angaben anderer Autoren auch H. Phyllantus ausstrahlen.

In der Synopsis Hepaticarum Javanicarum von van der Sande-Lacoste[6]) wird H. Phyllantus unter der älteren Bezeichnung Blyttia Phyllantus von Java angegeben und weiterhin führt Schiffner[7]) die Pflanze unter den von der Forschungsexpedition der Gazelle auf der Molukkeninsel Ambon gesammelten Lebermoosen auf. Aber dieses Vorkommen von H. Phyllantus im malayischen Gebiet war, wenn freilich

---

1) Species Hepaticarum I, p. 306. Genève et Bâle 1900.

2) Hedwigia XXXIV, 1895, p. 46.

3) Schiffner sammelte die Pflanze schon 1893 auf Singapore: in monte „Bukit Timah", prope fontem ad terram, alt. 100—150 m (nach einer im Münchener Herbar befindlichen Probe). Aufgestellt wurde die Art aber erst 1895.

4) A. a. O. I, p. 307.

5) Species Hepaticarum VI (Suppl. ad vol. I—V), S. 61. Genève 1924.

6) Van der Sande-Lacoste, Synopsis Hepaticarum Javanicarum. Ed. Acad. regii Amstelodami, p. 93. 1856.

7) Die Forschungsreise S. M. S. Gazelle. IV. Teil, Botanik. Berlin 1889, S. 40.

Kartenskizze 1. Malayischer Archip

te von Hymenophytum malaccense.

auch nicht ausgeschlossen, so doch von vornherein wenig wahrscheinlich und sollte sich auch nicht bestätigen.

Auf seiner Java-Sumatra-Reise 1924/25 hat Goebel[1]) ein neues Vorkommen von H. malaccense im Gebirge Nord-Sumatras (am Pětani-Fall bei Bĕrastági, Médan) festgestellt (vgl. Kartenskizze 1!) und mit dieser Pflanze auch eine ihr nahestehende Form, die H. Winkler etwa zur selben Zeit auf Borneo[2]) (vgl. Kartenskizze 1!) gesammelt hatte, beschrieben. Gleichzeitig unterzog er die „Blyttia Phyllantus" von van der Sande-Lacoste einer Nachprüfung, mit dem Ergebnis, daß es eine echte Blyttia, kein Hymenophytum ist. „Die Vermutung, daß Hymenophytum aus Java bis jetzt nicht bekannt sei, hat sich also bestätigt. Es ist auch später von keinem der Botaniker, welche die Lebermoosflora Javas untersucht haben, gefunden worden, was natürlich nicht ausschließt, daß es dort noch auftaucht". Dieser negative Befund veranlaßte aber Goebel auch dazu, das von Schiffner mitgeteilte Vorkommen von H. Phyllantus auf Ambon anzuzweifeln und die Vermutung auszusprechen, daß es sich in ihm nicht um diese Art, sondern um das allem Anscheine nach im malayischen Archipel weit verbreitete H. malaccense handle. Da dieses von Stephani auch für Neukaledonien angegeben war, konnte man annehmen, daß es zwischen Singapore und dieser weit entfernten Inselgruppe nicht fehle und auch an anderen Stellen des malayischen Archipels noch gefunden werde. Sollte die Nachprüfung des Ambonschen Vorkommens die Vermutung, daß in ihm H. malaccense vorliegt, bestätigen, so wäre also H. Phyllantus wieder vollständig aus dem malayischen Archipel ausgeschlossen und auf das australisch-neuseeländische Florengebiet beschränkt. An seiner Stelle käme im malayischen Archipel H. malaccense in vielleicht mehreren, einander nahestehenden Formen vor, es würde diese Art mit H. Phyllantus in diesem Gebiet vikariieren.

Ich selbst hatte neuerdings die Möglichkeit Vertreter der Gattung Hymenophytum an zwei neuen Plätzen im malayischen Gebiet zu sammeln. Außerdem habe ich von Ambon reichlich Material mitgebracht, so daß eine Nachprüfung der Schiffnerschen Angabe möglich war.

Es fragt sich also: Gehören die Formen von den neuen Standorten zu H. malaccense und sagen sie etwas über die Stellung der

---

1) Morphologische und biologische Studien. XII. Malesische Lebermoose. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXXIX, S. 91f. 1928.

2) Mittlerer Serawei oberhalb Djotta. Über die Lage des Fundortes vgl. Kartenskizze 1 und die spezielleren Karten bei Winkler, H., Kurzer Bericht über den Verlauf meiner Reise in Central-Borneo. Mitt. a. d. Institut f. allgem. Botanik in Hamburg. Bd. 7, 1927.

Borneo-Form aus? Das Vorhandensein von männlichen und fruchtenden Pflanzen in meinem Material erlaubt ferner eine Vervollständigung unserer Kenntnis von H. malaccense überhaupt, von dem bisher keine Antheridienäste und Sporogone bekannt waren. Im Zusammenhang damit soll auch die systematische Stellung von Hymenophytum geprüft werden, da hierüber bis heute noch keine Einigkeit erzielt ist. Namentlich Cavers[1]) hat Ansichten geäußert, die sich nicht wohl aufrecht erhalten lassen oder doch eine Korrektur erfahren müssen.

In einem Anhang endlich werden einige allgemeine Fragen über die Segmentabgabe der Scheitelzelle des Hymenophytumthallus und seine Wuchsformen behandelt werden.

## A. Hymenophytum Phyllantus und die bisher bekannten malayischen Formen der Gattung[2]).

Als Stephani H. malaccense erstmals beschrieb, lagen ihm nur weibliche Pflanzen vor. Er gibt deshalb als Hauptunterschied der neuen Form dem H. Phyllantus gegenüber die Beschaffenheit des Perichaetiums an, das er als „zweilippig" bezeichnet und versehen mit „labiis profunde solutis profundeque laciniatis, laciniis creberrimis, linearibus, dentatis, radiatim effusis"[3]). Auch in der Ausbildung des vegetativen Thallus sollen Unterschiede bestehen: „frons . . . . . asymetrica, uno latere costae multo magis evoluta". In den Species Hepaticarum wird diesem Umstand sogar besondere Bedeutung beigemessen und als unterscheidendes Merkmal ferner noch die Beschaffenheit der weiblichen Trägersprosse angeführt, deren Ränder oder Flügel mehr oder minder tief zerschlissen sein sollen, während sie bei H. Phyllantus „subintegerrimae" sind.

Zweifellos trifft dieser Unterschied zu, obwohl, wie Goebel korrigierend bemerkt, auch bei H. Phyllantus die Ränder des weiblichen Trägersprosses häufig gelappt sind. Darin verhält sich die Bĕrastagi-Form ganz ähnlich wie H. malaccense und ebenso besitzt die Borneo-Form sehr ansehnliche Zipfel. Man vergleiche dazu die Tabelle 1, in der auch die Länge der Zipfel für die ganze Formengruppe angegeben ist[4]).

1) Cavers, F., The Inter-Relationships of the Bryophyta. III. Anacrogynous Jungermanniales. The New Phytologist IX, 1910, p. 197.

2) Vgl. dazu besonders Goebel, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXXIX, S. 94f. 1928 und Archegoniatenstudien. X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 96, 1906, S. 170ff.

3) Hedwigia 1895, p. 46.

4) Beim Durcharbeiten der neuen Formen erwies sich eine Erweiterung dieser seinerzeit von mir für Goebel bearbeiteten Tabelle als notwendig, mit der eine nochmalige Prüfung der dort angegebenen Werte verbunden wurde. Es war mir

**Tabelle 1.**

| | | I. Hymenophytum Phyllantus | II. Hymenophytum malaccense | III. Hymenophytum von Bĕrastagi | IV. Hymenophytum von Borneo |
|---|---|---|---|---|---|
| Vegetativer Thallus | Maximale Breite des Thallus | 5,3 mm | 4,2 mm | 4,5 mm | 3 mm |
| | Zellgröße in der Mitte des voll entwickelten Thallusflügels | 66 × 26 μ | 92 × 40 μ | 67 × 32 μ | 66 × 35 μ |
| | Beschaffenheit des Thallusrandes | Zellwände meist nicht oder nur wenig verdickt. Kaum merklich gewellt | Zellwände nicht verdickt. Sehr schwach und unregelmäßig gewellt | Zellwände etwas verdickt. Kaum merklich gewellt | Zellwände nicht verdickt. Ziemlich stark gewellt |
| | Verhältnis von Rippe und flügelartigem Teil des Thallus | Rippe allmählich in die Flügel übergehend, deshalb nicht deutlich hervortretend | Übergang der Rippe in die Flügel ziemlich unvermittelt, Rippe deshalb deutlich hervortretend | wie bei II | wie bei II |
| | Verhältnis von Leitstrang und Grundgewebe des Thallus | Leitstrang vom Grundgewebe nicht scharf abgesetzt | Leitstrang vom Grundgewebe deutlich abgesetzt | wie bei II (Abgrenzung des Leitstrangs vom Grundgewebe vielleicht nicht ganz so scharf) | wie bei II |
| | Vertikaldurchmesser der Thallusmitte | ca. 300 μ | ca. 285 μ | ca. 285 μ | ca. 210 μ |
| Weibliche Sexualäste | Beschaffenheit des Randes der weiblichen Äste | Kaum merklich bis schwach gezähnt | stark gefranst, Zipfel bis 350 μ lang werdend | stark gefranst, Zipfel bis 420 μ lang werdend | stark gefranst, Zipfel bis 525 μ lang werdend |
| | Länge der Perichaetialzipfel | ca. 1220 μ | ca. 1950 μ | ca. 1800 μ | 1650 μ — 2580 μ |
| | Endlänge des Perianths | 9,5 mm | — | — | — |
| Männl. Sexualäste | Beschaffenh. d. Randes | sehr schwach gefranst | — | — | — |
| | Endlänge | 1,5 mm, aber vielfach sehr viel kürzer | — | — | — |
| Sporogone | | vgl. Text S. 187 f. | — | — | — |

Den schon von Stephani hervorgehobenen Unterschieden fügt Goebel weitere hinzu. So kommen die sowohl bei H. malaccense wie bei der Sumatra- und Borneo-Form beobachteten marginalen Schleimhaare des Thallus bei H. Phyllantus nur in unmittelbarer Nähe des Scheitels vor. Durchgreifend ist dieses Merkmal jedoch nicht. Außerdem ist, wie die Querschnitte Fig. 1 *I—IV* zeigen, die Rippenbildung eine verschiedene. Bei H. Phyllantus geht die Rippe allmählich in die Flügel über und tritt deshalb nicht sonderlich hervor, wohingegen bei den malayischen Formen dieser Übergang ziemlich unvermittelt erfolgt, mithin die Rippe recht deutlich abgesetzt ist. Diesem Verhalten geht parallel

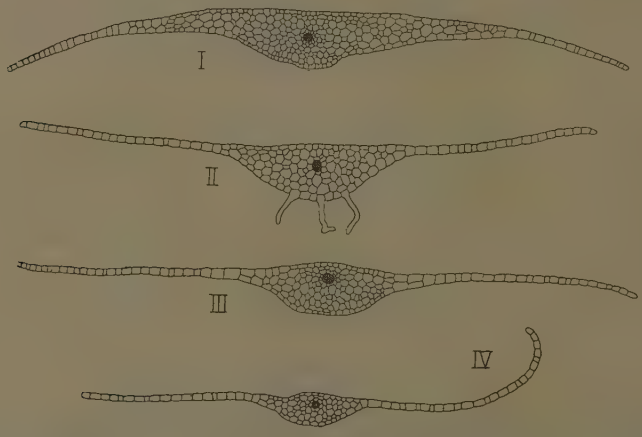



Fig. 1. Querschnitte durch den Thallus: *I* von H. Phyllantus, *II* von H. malaccense, *III* der Bĕrastagi-Form, *IV* der Borneo-Form. Leitstrang überall schraffiert. Vergr. 30fach. Nach Goebel.

die Differenzierung des Leitstranges in der Rippe: er ist bei H. Phyllantus nicht scharf vom Grundgewebe abgegrenzt und die Zellen des letzteren gehen allmählich in die Leitstrangelemente über (Fig. 1 *I*); bei H. malaccense und den beiden verwandten Formen ist er anatomisch

---

das durch das gütige Entgegenkommen von Herrn Geheimrat von Goebel möglich, der mir sowohl das von ihm in Australien als auch das in Sumatra gesammelte Material zur Verfügung stellte.

Herrn Prof. Winkler in Hamburg bin ich zu Dank verpflichtet für die freundliche Überlassung der von ihm aus Borneo mitgebrachten Hymenophytumprobe.

Infolge eines Druckfehlers steht in Tabelle 2 bei Goebel, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 1928, S. 96 unter Hymenophytum malaccense als Länge der Zipfel des weiblichen Trägersprosses 1350 μ angegeben; es muß natürlich heißen 350 μ.

außerordentlich deutlich differenziert, d. h. seine sehr englumigen Elemente grenzen ziemlich unvermittelt an das großzellige Parenchym (Fig. 1 *II*, *III* und *IV*).

Unwesentlich dagegen ist die Größe der Zellen des Thallusflügels. Es ist schon deshalb nicht einfach, Ausmaße für sie anzuführen, weil sie sehr unregelmäßig sind und nach dem Rande zu an Umfang abnehmen. Stephani gibt für H. Phyllantus $54 \times 27$ μ an, ich selbst fand in der Mitte des voll entwickelten Thallusflügels im Durchschnitt $66 \times 26$ μ, also im wesentlichen dasselbe. Jedoch weichen für H. malaccense aus Singapore meine Zahlen erheblich von den unwahrscheinlich hohen Werten Stephanis ab, der $130 \times 65$ μ angibt, während ich nur $92 \times 40$ μ feststellen konnte. Wenn also die Zellen des Thallusflügels hier größer sind als bei H. Phyllantus, so ist doch der Unterschied nicht sehr beträchtlich und fällt um so weniger ins Gewicht, als für die Sumatra- und Borneo-Form etwa dieselben Zahlen resultieren wie für das H. Phyllantus ($67 \times 32$ μ bzw. $66 \times 35$ μ). Auch von der bei Stephani erwähnten Verdickung der Zellen des Thallusrandes von H. malaccense war an den Schiffnerschen Exemplaren nichts zu sehen. Etwas verdickt waren die Außenwände dieser Zellen bei der Sumatra-Form und für H. Phyllantus findet sich Stephanis Bemerkung „haud incrassatae" in den meisten Fällen bestätigt. Es dürfte das, wie Goebel meint, von Standsortsverhältnissen abhängen. Auch daß die Flügel bei H. malaccense oft asymmetrisch ausgebildet sind, ist kein für diese Art wesentliches Merkmal, es kommt das auch an H. Phyllantus vor [1]).

Schließlich soll noch der Vertikaldurchmesser der Thallusmitte erwähnt sein, weil man aus den dafür in der Tabelle 1 aufgeführten Zahlen vielleicht Unterschiede herauslesen könnte, wenigstens für H. Phyllantus und die Borneo-Form. Allzu bedeutend sind sie jedoch nicht und es wird sich fragen, ob sie bei Heranziehung einer größeren Anzahl von Formen verschiedener Standorte als trennende Merkmale sich werden aufrecht erhalten lassen.

Wir bekommen also, wenn wir das Vorstehende kurz zusammenfassen, folgende Charaktere, in denen sich H. Phyllantus von den malayischen Formen unterscheidet:

I. Vegetativer Thallus.

1. Verhältnis von Rippe und flügelartigem Teil.
2. Verhältnis von Leitstrang und Grundgewebe.
3. Vertikaldurchmesser der Thallusmitte.

1) Vgl. unten S. 214f.!

II. Weibliche Sexualsprosse.

1. Ausbildung des Randes.
2. Länge der Perichaetialzipfel.

Offen dagegen ist die Frage, ob die in Sumatra und Borneo gefundenen Hymenophytum-Pflanzen wirklich zu H. malaccense gehören oder spezifisch davon verschieden sind. Es ist ja möglich, daß dieses eine Sammelart darstellt. So scheint die Borneo-Form durch die außerordentliche Länge, welche bei ihr die Perichaetialzipfel erreichen, ziemlich erheblich abzuweichen. Klarheit kann hier nur die Untersuchung eines größeren Materials bringen, das neben weiblichen auch männliche und fruchtende Pflanzen enthält. Deshalb folgt im nächsten Abschnitt eine Einzeluntersuchung der von mir gesammelten Formen. Sie steht unter dem Gesichtspunkt der Frage: Lassen sich Merkmale auffinden, die innerhalb der malayischen Formengruppe konstant sind und in denen sie sich von H. Phyllantus unterscheidet?

## B. Die neuen malayischen Formen von Hymenophytum und die Gesamtverbreitung der Gattung.

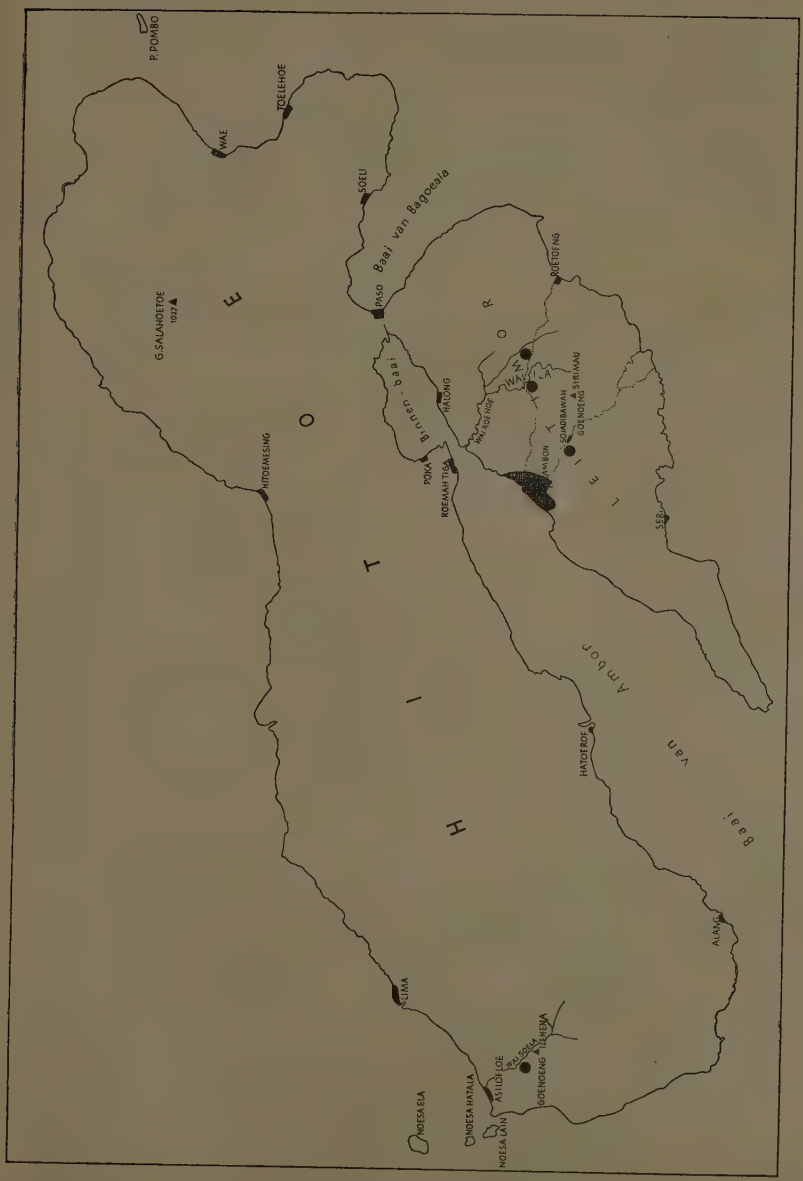
Nachdem Goebel im Gebirge Nord-Sumatras Hymenophytum aufgefunden hatte, war zu erwarten, daß auf dieser großen Insel und den sie umgebenden Eilanden noch weitere Standorte angetroffen werden möchten. Ich richtete deshalb während meines Aufenthaltes in diesem Gebiet meine Aufmerksamkeit darauf mit dem Erfolg, daß ich die Pflanze sowohl auf der Insel Berhála wie auf Siberút feststellen konnte.

Pulu Berhala ist eine kleine, von hohem Urwald bedeckte Granitinsel in der Straße von Malakka, die etwa 90 km ostwärts vom Bělawan-Lichtschiff gelegen ist und eine Höhe von nur 135 m erreicht. Der kürzeste Abstand von der Ostküste Sumatras beträgt etwa 50 km[1]). Siberut oder Groot-Fortuin gehört der der Westküste Sumatras vorgelagerten Inselkette und in dieser der Mentawei-Gruppe an (vgl. Kartenskizze 1).

Die übrigen, unten aufzuführenden Vorkommen von Hymenophytum befinden sich sämtlich auf der Insel Ambon. Asilulu liegt auf Hitu, dem nördlichen, größeren Teil dieses klassischen Insellandes und zwar an dessen Nordwestküste; die anderen Orte sind auf der viel kleineren südlichen Halbinsel Leitimor gelegen (vgl. Kartenskizze 2).

---

1) Vgl. van der Meer-Mohr, J. C., Poeloe Berhala. De Tropische Natuur, 1928, S. 85 ff. Die Insel ist nicht zu verwechseln mit dem gleichnamigen, im Süden des Lingga-Archipels (Ost-Sumatra) gelegenen Eiland. Über ihre Lage vgl. Kartenskizze 1.




Kartenskizze 2. Die Insel Ambon. ● Fundorte von Hymenophytum malaccense.

Am Schluß dieses Abschnittes soll ein vergleichender Überblick über diese neuen Formen gegeben und im Anschluß daran die Verbreitung des malayischen Formenkomplexes im Zusammenhang mit der Gesamtverbreitung der Gattung diskutiert werden.

### 1. Hymenophytum von Pulu Berhala.

Ich sammelte die Pflanze am 19. März 1929. Zu dieser Zeit waren sowohl weibliche wie männliche Exemplare anzutreffen, jedoch keine Sporogone.

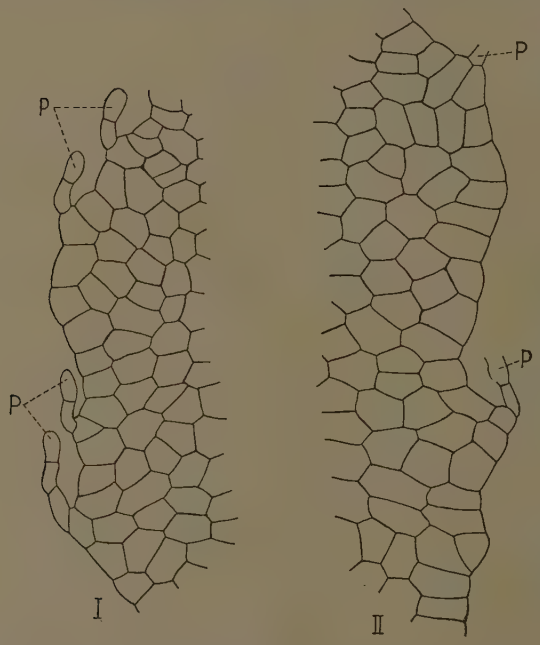



Fig. 2. Hymenophytum von Pulu Berhala, Rand des Thallus: *I* in der Nähe des Scheitels, *II* in größerer Entfernung von diesem. *P* Schleimpapillen (in *II* bereits abgestorben). Vergr. 150fach.

Sie kommt auf der Insel, trotz der Kleinheit des Verbreitungsgebietes (ca. 30 ha), keineswegs allgemein vor, was seinen Grund in ungleichmäßiger Feuchtigkeit haben mag. Süßwasser ist nirgends in nennenswerter Menge vorhanden. Lediglich an der allein zugänglichen Südseite finden sich zwei kleine, wenig eingeschnittene Wasserläufe, die in regenarmen Zeiten auch wohl austrocknen.

Die relative Trokkenheit der Insel mag wohl der Grund dafür sein, daß eine üppige Moos- und Farnflora[1]) fehlt. Allein in den erwähnten Bachrunsen treten einige kleine Hymenophylleen bestandbildend, nach Art von Moospolstern, auf und unter ihnen, besonders an Granitblöcken, wächst auch unser Hymenophytum. Die Pflanze geht aber auch auf Erde, ja sogar auf Rinde über.

Was zunächst den vegetativen Thallus anlangt, so ist er maximal 4,2 mm breit, meist jedoch etwas schmäler und nur einflügelig. Der

1) Die Insel ist auch der Fundort von Campylogramme Trollii Goebel, eines durch seine Blatt- und Sorusbildung ausgezeichneten stattlichen Farns, der nunmehr im Münchener botanischen Garten kultiviert wird.

Zusammenhang dieser Ausbildungsform mit den Standortsbedingungen wird später zu erörtern sein. Der Übergang der Flügel in die Rippe erfolgt ziemlich unvermittelt, so daß diese deutlich hervortritt. Der Vertikaldurchmesser der Thallusmitte beträgt ca. 240 μ, manchmal auch nur 220 bis 230 μ, nämlich an solchen Exemplaren, die auf Rinde, d. h. an Wurzeln oder der Basis von Baumstämmen wuchsen. Es ist dies deshalb von Interesse, weil auch die Borneopflanzen Rindenformen darstellen und die Kleinheit ihrer Ausmaße wohl darin und nicht in einer spezifischen Eigenart begründet ist.

Der Leitstrang ist vom Grundgewebe deutlich abgesetzt, letzteres ist großzellig, die Elemente des ersteren sind sehr englumig.

Bemerkenswert ist, daß der Rand der sterilen Sprosse leicht gewellt erscheint, d. h. flache Einbuchtungen zeigt, zwischen denen er etwas weiter vorgreift. Jede Hervorragung trägt mindestens eine Papille, manchmal ist diese auch auf einem einzelligen Stiel emporgehoben (Fig. 2 *I* und *II*). Die Frage, ob diese Andeutung einer Lappung als rudimentäre Blattbildung aufzufassen ist, wird im Anhang untersucht werden.

Die Geschlechtsäste konnten, da zahlreich vorhanden, gut studiert werden. An den weiblichen Sprossen fällt die starke Fransung des Vorderrandes auf, dessen Zipfel bis 525 μ, in Ausnahmsfällen sogar 950 μ lang werden. Auch die Länge der Perichaetialzipfel ist beträchtlich und vermag Licht auf die Verhältnisse bei der Borneo-Form zu werfen. In Tabelle 2 der Goebelschen Arbeit[1]) ist für die Länge der Perichaetialzipfel der Maximalwert angegeben, der allerdings häufig vorkommt. Daneben trifft man aber auch Perichaetien an, bei denen die Zipfel nur 1650 bis 1800 μ erreichen. Bei der Berhala-Form nun erhält man Werte von 1950 bis 2550 μ. Die Länge der Perichaetialzipfel ist also bei beiden Formen erheblichen Schwankungen unterworfen und verliert dadurch an systematischem Wert. Man könnte trotzdem daran denken, die Borneo- und Berhala-Form auf Grund dieses Merkmals als besondere Art auszusondern, wenn sich nicht letztere in der Ausbildung der Antheridienäste vollkommen an die übrigen Formen anschlösse, bei denen die Perichaetialzipfel im allgemeinen kürzer sind. Ich zweifle nicht daran, daß auch die Antheridienäste der Borneo-Form sich ähnlich verhalten werden.

An den männlichen Ästen fällt zunächst die starke Flügelung und

1) Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXXIX, p. 96 (1928). In der Wiedergabe der Tabelle auf S. 161 dieser Arbeit sind die Werte ergänzt.

die Lappung des Randes in die Augen (Fig. 3 *I* und *II*). Meist entwickeln sie auf ihrer Unterseite zahlreiche Rhizoiden, aber offenbar nur dort, wo sie mit dem Substrat in Berührung kommen; denn manchmal fehlen sie auch. Beträchtlich ist die Länge, welche die Antheridienäste erreichen; ich fand welche, die 2,5 mm maßen und selbst bei dieser Länge an der Spitze noch zu wachsen schienen, wenigstens waren dort

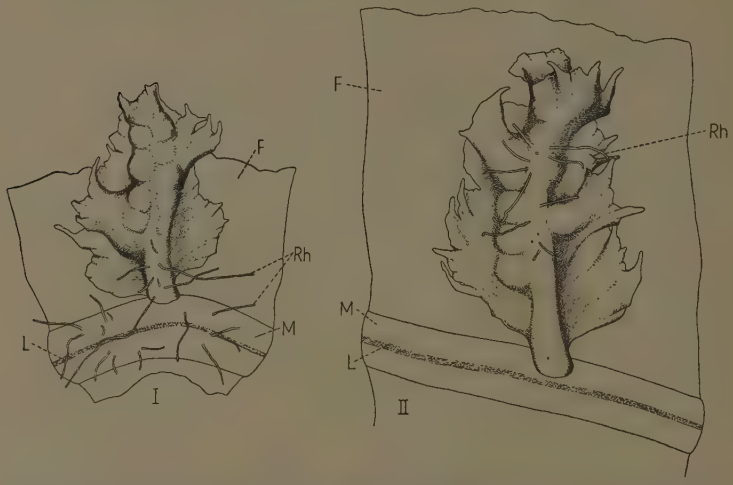



Fig. 3. Hymenophytum von Pulu Berhala: *I* jüngerer, *II* älterer Antheridienast von der Unterseite. *M* Mittelrippe (durch die der Leitstrang *L* durchschimmert), *F* Flügel des Mutterthallus. *Rh* Rhizoiden. Vergr. ca. 20fach.

noch junge Antheridien nachweisbar. Ein solcher Ast hatte 14 „Joche" von Antheridien ausgebildet, an jüngeren Ästen ist ihre Zahl natürlich geringer.

### 2. Hymenophytum von Siberut.

Der Fundort ist etwa südlich vom Hauptort der Insel, der Muara Siberut, gelegen, auf den niederen, von dichtestem Urwald bestandenen Höhen (ca. 70 m über dem Meer), welche unweit des Kali Siberut ziemlich steil sich erheben (vgl. Kartenskizze 3!). Die Bodenvegetation war nicht eben üppig, unter anderem waren aber auch Jugendformen eines Farns vorhanden, der zum Formenkomplex der merkwürdigen Stenochlaena aculeata Mitt. gehören dürfte. Die Hymenophytumpflanzen waren sämtlich terricol und wuchsen zusammen mit einer zahlreich vertretenen Blyttia. Ich sammelte das Moos daselbst am 1. Juni 1929 und konnte neben männlichen und weiblichen Pflanzen auch Sporogone finden. Diese waren zwar reif, aber noch nicht geöffnet.

Es handelt sich bei diesen Pflanzen um eine auffallend große und kräftige Form. Zwar wird der Thallus im Höchstfall nur 5 mm breit, bleibt also darin hinter der nachfolgend zu schildernden Form zurück. Aber der Mittelnerv ist sehr stark, so daß der Vertikaldurchmesser die außerordentlich hohe Zahl von 450 μ erreicht. Ob diese kräftige Ausbildung des Gametophyten, die sich auch auf das Perianth[1]) und das Sporogon erstreckt, vielleicht mit einer Vermehrung der Chromosomenzahl zusammenhängt, kann ich an meinem, nicht sorgfältig genug fixiertem Material nicht entscheiden. Der Übergang der Rippe in die Flügel vollzieht sich ziemlich unvermittelt. Dagegen ist die Scheidung des Leitstranges vom Grundgewebe keine sehr scharfe. Die großen, peripher gelegenen Zellen gehen allmählich in die kleinen über, welche den Leitstrang umgeben (Fig. 4 *I*). Auch ist der Rand des Thallus entschieden einheitlicher als an den Berhala-Pflanzen, d. h. es ist an ihm keine Lappung zu erkennen, die Papillen sitzen dem Rande direkt auf.

Kartenskizze 3. Südöstlicher Teil der Insel Siberut oder Groot-Fortuin. Nach einer älteren Karte verkleinert auf Maßstab 1 : 400000. ● Fundort von Hymenophytum malaccense f. gigantea.

Für die Beschaffenheit des Randes der weiblichen Trägersprosse gilt etwa dasselbe wie für die Berhala-Form, auch hier kommen neben Zipfeln, die um 450 μ lang sind, solche von 950 μ vor. Die Länge der Perichaetialzipfel beträgt 1800 bis 2100 μ, hält sich also in der selben Größenordnung wie bei jener Form. Auch die männlichen Äste weisen keine erheblichen Unterschiede auf, sind mit gefransten Flügeln versehen und scheinen lang auswachsen zu können. In meinem Material

1) Dieses zeigt eine Endlänge von 7,5 mm gegenüber 5 und 5,5 mm bei den Formen von Asilulu und vom Wai Ila (vgl. Tabelle 2, S. 172 f.!).

sind aber nur junge Äste vorhanden. In einem Falle beobachtete ich dichotome Gabelung eines Antheridienastes (Fig. 5).

Über den Bau des Sporogons vergleiche man die Darstellung auf S. 188. Geöffnete Kaspeln waren seinerzeit nicht zu bekommen.

Von der außerordentlichen Größe des Thallus, Perianths und Sporogons abgesehen, weicht diese Form also von dem Merkmalskomplex der Berhala-Form und des H. malaccense kaum ab. Sie sei deshalb als f. gigantea von H. malaccense bezeichnet.

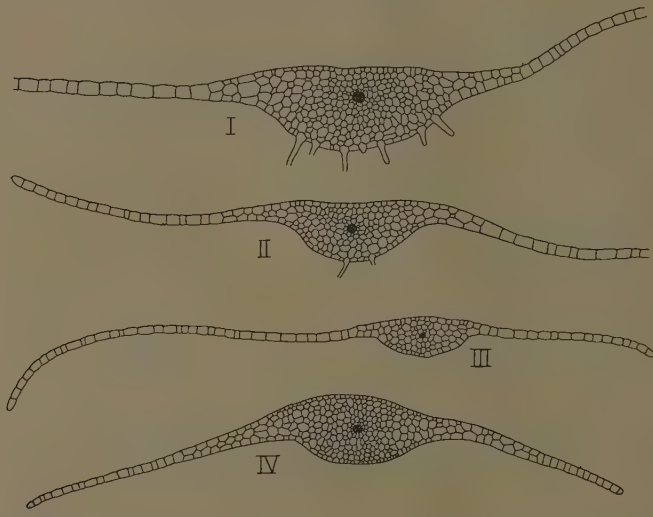



Fig. 4. Querschnitte durch den Thallus von Hymenophytum: *I* der Form von Siberut, *II* der Form von Ambon-Rutung, *III* der Form vom Wai Ila, *IV* der Form von Sojadibawah. Leitstrang überall schraffiert. Vergr. 30fach.

### 3. Hymenophytum von Asilulu.

Man findet Hymenophytum stellenweise häufig, wenn man durch das wildbachartige, steil eingerissene Tal des Wai Sula zum Gunung Ilehena (403 m) aufsteigt (vgl. Kartenskizze 2!). Ich notierte darüber in mein Tagebuch (14. Juli 1929): „Die Pflanze wächst mit Vorliebe an der Vertikalseite von Felsblöcken, gelegentlich auch auf Erde oder an Wurzeln.“ Die Bodenflora des Waldes ist auffallend dürftig, doch kommen einige Lindsaya-Arten in größerer Menge vor.

Der Thallus ist nicht sehr kräftig, erreicht 4,3 mm maximale Breite und einen Vertikaldurchmesser von 285 $\mu$. Der Leitstrang ist vom Grundgewebe besonders deutlich abgesetzt und der Übergang der Rippe in die Flügel fast noch unvermittelter als bei der Berhala-Form.

Während bei dieser der Thallus an der Flügelbasis (im Querschnitt) gewöhnlich dreischichtig ist, beobachtet man bei der Asilulu-Form in der Regel nur zwei Zellschichten.

Der Rand des Thallus ist wieder ziemlich einheitlich und mit Papillen versehen, die Außenwände der Randzellen sind ebensowenig wie bei den im Vorausgehenden beschriebenen Formen verdickt.

Auch für die Sexualsprosse ist nichts Charakteristisches zu erwähnen, man vergleiche dazu die Tabelle 2. Die Antheridienäste waren im äußersten Falle 3,5 mm lang, dann aber ausgewachsen: die Scheitelregion war in eine den Thallusast vorn begrenzende Zellfläche, die beiderseits in die lateralen Flügel überging, aufgegangen.

Der Bau der Kaspeln ist derselbe wie bei der Form von Siberut und wird unten S. 188 geschildert. Auch hier traf ich nur geschlossene Sporogone an.

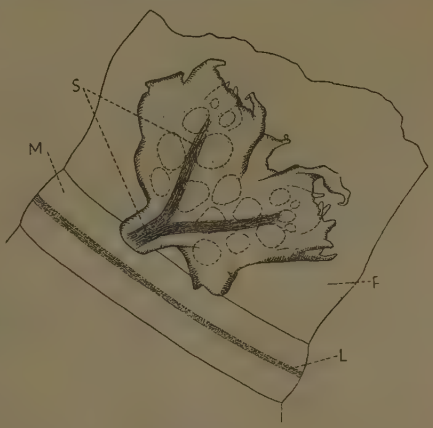



Fig. 5. Hymenophytum von Siberut, gegabelter Antheridienast von unten. Die durchscheinenden Antheridien sind mit unterbrochenen Umrissen angedeutet. *M* Mittelrippe (durch die der Leitstrang *L* durchschimmert), *F* Flügel des Mutterthallus. Die den Leitstrang im Antheridienast vertretenden Züge langgestreckter Zellen sind durch Schraffierung angedeutet (*S*). Vergr. 25fach.

### 4. Hymenophytum von den Höhen zwischen Ambon und Rutung.

Diese Höhen, die sich bis ca. 300 m über den Meeresspiegel erheben (vgl. Kartenskizze 2!), sind eingenommen von einem Walde, in dem Agathis alba stellenweise stark hervortritt. Als Bodenpflanze ist Schizaea dichotoma ziemlich zahlreich vorhanden. Die Moosflora war kräftiger entwickelt nur auf morschen, modernden Baumstämmen, auf denen vereinzelt auch eine kleine Schizaea wuchs, auffallend durch einfache, spiralig gewundene Blätter mit drei fertilen Fiedern an der Spitze. Sie gehört wohl zur Sektion Actinostachys Wall. und soll anderwärts genauer beschrieben werden.

Auf einem dieser modernden Stämme entdeckte ich (am 1. September 1929) ein üppiges Hymenophytum mit stattlichem Thallus, leider nur in weiblichen Exemplaren und ohne Sporogone. Trotz gründlichen Suchens konnte ich die Pflanze nur an einer Stelle auffinden. Ihre Rhizoiden wurzelten in einem tiefschwarzen Humus, mithin nicht in mineralischem Substrat wie sonst gewöhnlich.

**Tabelle 2.**

| | | I. Hymenophytum von Pulu Berhala | II. Hymenophytum von Siberut (f. gigantea) |
|---|---|---|---|
| Vegetativer Thallus | Maximale Breite des Thallus | 4,2 mm | 5 mm |
| | Zellgröße in der Mitte des voll entwickelten Thallusflügels | 77 × 48 μ | 93 × 40 μ |
| | Beschaffenheit des Thallusrandes | Zellwände nicht verdickt. Sehr schwach und unregelmäßig gewellt | Zellwände nicht verdickt. Keine Wellung zu erkennen |
| | Verhältnis von Rippe und flügelartigem Teil des Thallus | Übergang der Rippe in die Flügel ziemlich unvermittelt, Rippe deshalb deutlich hervortretend | wie bei I |
| | Verhältnis von Leitstrang und Grundgewebe des Thallus | Leitstrang vom Grundgewebe sehr deutlich abgesetzt | Leitstrang vom Grundgewebe nicht sehr scharf abgesetzt |
| | Vertikalurchmesser der Thallusmitte | ca. 240 μ | ca. 450 μ |
| Weibliche Sexualäste | Beschaffenheit des Randes der weiblichen Äste | stark gefranst, Zipfel bis 525 μ (950 μ) lang | stark gefranst, Zipfel bis 450 μ (950 μ) lang |
| | Länge der Perichaetialzipfel | 1950 μ — 2550 μ | 1800 μ — 2100 μ |
| | Endlänge des Perianths | — | 7,5 mm |
| Männliche Sexualäste | Beschaffenheit des Randes | stark gelappt | wie bei I |
| | Endlänge | 2,5 mm | — |
| Sporogone | | nicht vorhanden | vorhanden (siehe Text S. 170 und S. 188!) |

Vom vegetativen Thallus wäre vor allem seine Größe zu erwähnen. Seine maximale Breite beträgt sogar 7 mm, jedoch erreicht der Vertikaldurchmesser der Thallusmitte nur 320 μ (Fig. 4 *II*). Die Flügel sind wie überall einschichtig, am Grunde (entlang der Rippe) zeigen sie meist drei Zellagen. Der Leitstrang besteht hier aus auffallend wenig Zellen.

Tabelle 2.

| III. Hymenophytum von Asilulu | IV Hymenophytum von Ambon-Rutung | V Hymenophytum vom Wai Ila | VI. Hymenophytum von Sojadibawah (f. phyllantoidea) |
|---|---|---|---|
| 4,3 mm | 7 mm | 4,3 mm | 3,5 mm |
| 89 × 23 μ | 96 × 38 μ | 99 × 40 μ | 66 × 33 μ |
| Zellwände nicht verdickt. Keine Wellung zu erkennen | Zellwände nicht verdickt. Sehr schwach gewellt. Papillen lange erhalten bleibend | Zellwände nicht verdickt. Keine Wellung zu erkennen | Zellwände nicht verdickt. Keine Wellung zu erkennen |
| wie bei I | wie bei I (Flügel entlang der Rippe 3 Zellagen dick) | wie bei I (Flügel entlang der Rippe 2 Zellagen dick) | Übergang der Rippe in die Flügel an die Verhältnisse bei H. Phyllantus erinnernd |
| Leitstrang vom Grundgewebe sehr deutlich abgesetzt | Leitstrang vom Grundgewebe deutlich abgesetzt, aber sehr wenigzellig | Leitstrang vom Grundgewebe sehr deutlich abgesetzt | Leitstrang vom Grundgewebe nicht sehr scharf abgesetzt (an H. Phyllantus erinnernd) |
| ca. 285 μ | ca. 320 μ | ca. 210 μ | ca. 360 μ |
| stark gefranst, Zipfel ca. 450 μ lang | gefranst, aber Zipfel nur ca. 165 μ lang werdend (ausnahmsweise und vereinzelt bis 525 μ) | stark gefranst, Zipfel bis 530 μ lang werdend | stark gefranst, Zipfel bis 870 μ lang werdend |
| ca. 1500 μ | ca. 1880 μ, aber Perichaetium als ganzes sehr groß (vgl. Text S. 175!) | 1280 μ — 1800 μ | ca. 1600 μ |
| 5 mm | — | 5,5 mm | — |
| wie bei I | — | wie bei I | weniger stark gelappt als bei den übrigen Formen |
| 3,5 mm | — | — | 2,5 mm |
| vorhanden (siehe Text S. 171 und S. 188!) | nicht vorhanden | vorhanden (siehe Text S. 176 und S. 188!) | nicht vorhanden |

Der Rand des Thallus läßt eine sehr schwache Lappung erkennen, die Papillen an ihm bleiben sehr lange erhalten, d. h. sie finden sich noch in größerem Abstand von der Scheitelregion.

Nicht selten ist der Thallus dichotom geteilt, also neben der ventralen auch seitliche Verzweigung eingetreten.

Dieses Hymenophytum besitzt einen „Mykothallus", wie ich die Erscheinung des „symbiontischen" Vorkommens von Pilzmyzel im Innern des Vegetationskörpers nennen möchte. Denn von einer Mykorrhiza kann man cum grano salis wohl noch sprechen beim Eindringen von Pilzhyphen in die Rhizoiden, nicht aber, wenn der Pilz in der Hauptsache im Grundgewebe des Thallus lebt.

Ich fand an den von mir untersuchten Pflanzen stets nur das Parenchym der Thallusunterseite infiziert. Fig. 6 *I* zeigt die Ausdehnung des verpilzten Gewebes an. Der Pilz meidet anscheinend die Epidermis und nistet sich nur in den Zellen des Grundgewebes dauernd ein, deren Protoplasma und Chloroplasten er zerstört, um schließlich das ganze Zelllumen auszufüllen. Aus Fig. 6 *II* ersieht man, wie er sich unter Durchbohrung der Membranen von Zelle zu Zelle ausbreitet. Übrigens scheinen zwei Pilze in der Pflanze vorzukommen. In den Rhizoiden bemerkt man dünnere Hyphen, im Thallusgewebe dicke. Leider ist das Material zu wenig sorgfältig fixiert, um Sicheres sagen zu können. Bei anderen Lebermoosen ist das Auftreten verschiedener Pilzarten in der gleichen Wirtspflanze schon mehrfach beobachtet worden.

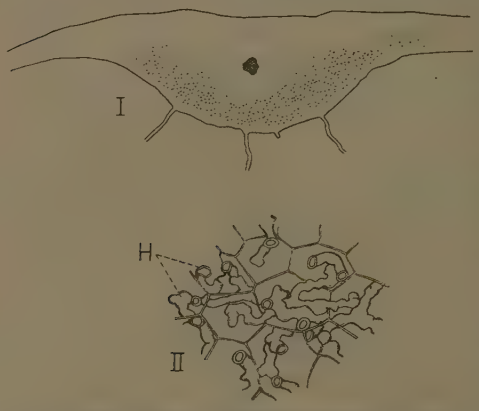



Fig. 6. Hymenophytum von Ambon-Rutung. *I* Querschnitt des Thallus. Leitstrang schraffiert, myzelführendes Gewebe punktiert angedeutet. Verg. 60fach. *II* Ein Teil des infizierten Thallusgewebes bei stärkerer Vergrößerung (ca. 300fach). *H.* Pilzhyphen.

Einen Mykothallus habe ich bei keiner der anderen Hymenophytumformen angetroffen. Es scheint hier also eine deutliche Beziehung zum Substrat vorzuliegen. Die Pflanzen leben ja vorzugsweise auf mineralischer Unterlage. Um so interessanter ist es, daß die einzige Form, die auf Humus gewachsen war, einen Mykothallus besitzt. Ähnliches hat Golenkin[1]) für einige Marchantiaceen festgestellt. So ist das Vorkommen von „Mykorrhiza" bei Fegatella anscheinend ebenfalls an

1) Golenkin, M.: Die Mykorrhiza-ähnlichen Bildungen der Marchantiaceen. Flora 90, 1902, p. 209.

das Vorhandensein von Humus geknüpft. Nach Beauverie[1]) bezieht diese Pflanze wahrscheinlich auch fertige Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen vermittels des Pilzes aus dem Boden. Man könnte die üppige Entwicklung unseres Hymenophytum ebenfalls darauf zurückführen. Das ist aber nur eine Möglichkeit, für die tatsächliche Grundlagen fehlen. Nach Beauverie und Cavers[2]) sollen zwar nicht infizierte Fegatellarasen oft eine geringere Größe erhalten gegenüber den mit Mykorrhiza versehenen. Manchmal ist aber auch das Umgekehrte der Fall, so daß wie bei anderen Lebermoosen so auch hier nicht klar ist, ob ein Fall von wirklicher Symbiose vorliegt.

Vorstehende Notiz mag immerhin als Beitrag zu der noch wenig übersichtlichen Frage nach dem symbiontischen Zusammenleben von Pilzen und Lebermoosen dienen; von systematischem Wert ist die Erscheinung bei Hymenophytum ebensowenig wie anderwärts, und es ist anzunehmen, daß in andere, auf mineralischem Substrat lebende Formen ebenfalls Pilze einwandern würden, wenn man sie auf Humus kultivierte[3]).

Abweichend verhält sich das gegenwärtige Hymenophytum auch in der Ausbildung der Geschlechtsäste, wovon allein weibliche vorliegen. Auffallend ist der große, über den Thallusrand hervorragende „Schwammkörper" (wie Goebel die zu einem pinselartigen Organ vereinigten Perichätialzipfel nennt). Man ist überrascht, für die Perichätialzipfel trotzdem nur eine Länge von ca. 1880 μ zu finden. Das rührt daher, daß hier das Perichaetium weniger tief gespalten ist als bei anderen Formen. Als Ganzes hat es also beträchtliche Länge, nur die Zipfel sind nicht entsprechend entwickelt.

Dies gilt auch für die Zipfel am Vorderrand des weiblichen Trägersprosses. Dieser ist kaum anders als schwach gefranst zu bezeichnen, die Zipfel sind nur ca. 165 μ lang, ausnahmsweise und vereinzelt mißt man auch über 500 μ.

Merkwürdig ist bei dieser Form die starke Entwicklung der Perianthzipfel. Sie werden bis 1800 μ lang und sind als solche auch in Ständen

1) Beauverie, J.: Étude d'une Hépatique à thalle habité par un champignon filamenteux. Comptes rendus 134, 1902, p. 616.

2) Cavers, F.: On the structure und biology of Fegatella conica. Annals of Bot. 18, 1904, p. 96f.

3) Ein Mykothallus wird noch von zwei anderen anakrogynen Jungermanniaceen angegeben, so von Treubia insignis durch Goebel (Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg IX, 1891, p. 6) und von Petalophyllum Ralfsii durch Cavers (The New Phytologist IX, 1910, p. 218, nur Abbildungen!).

nachzuweisen, deren Archegonien unbefruchtet geblieben sind[1]). Ihre Länge läßt darauf schließen, daß das Perianth, wo es zur Ausbildung gelangt, erhebliche Ausmaße besitzt, wozu man das Hymenophytum von Siberut vergleichen möge, von dem sich dieses aber in anderer Hinsicht wieder unterscheidet (vgl. Tabelle 2!).

### 5. Hymenophytum vom Wai Ila.

Eine weitere Form von Hymenophytum traf ich in Massenvegetation an den aus lockerem lateritischem Erdreich bestehenden Böschungen des hohlwegartig eingeschnittenen Pfades von Ambon nach Rutung an, bevor dieser über den Lauf des Wai Ila führt (vgl. Kartenskizze 2!). Der Fundort liegt etwa 100 m tiefer als der der vorigen Pflanzen. Es waren zu dieser Zeit (1. September 1929) männliche, weibliche und fruchtende Pflanzen vorhanden, auch solche, deren Sporogone sich bereits geöffnet hatten, so daß diese Pflanzen das vollständigste Material lieferten.

Vom Thallus ist wenig anzuführen, was diese Form auszeichnet. Seine maximale Breite beträgt 4,3 mm, sein Vertikaldurchmesser nur 210 $\mu$; es ist also eine verhältnismäßig kleine Varietät. Der Leitstrang ist vom Grundgewebe scharf gesondert (Fig. 4 *III*), der Übergang der Flügel in die Rippe erfolgt ähnlich unvermittelt wie bei der Asilulu-Form (Flügel entlang der Rippe immer nur zwei Zellagen stark). Der Rand des Thallus ist sehr einheitlich. Bemerkenswert ist noch, daß der Vegetationskörper an der Basis meist gestielt ist, d. h. keine Flügel ausbildet, und asymmetrische Formen nicht so zahlreich sind. Es hängt dies wohl mit dem rasigen Wuchs der Pflanze zusammen[2]).

In der Beschaffenheit der Geschlechtssprosse schließt sich diese Form ganz dem H. malaccense an: der Rand des weiblichen Trägersprosses ist stark gefranst und die Perichätialzipfel sind bis 1800 $\mu$ lang. Das Perianth weist eine Endlänge von 5,5 mm auf. Die männlichen Äste sind mit breiten gefransten Flügeln versehen und erreichen ähnliche Längen wie bei den anderen Formen.

Der Kapselbau unterscheidet sich in nichts von dem der Formen von Siberut und Asilulu, mit denen zusammen er unten S. 187f. be-

1) Hymenophytum teilt mit Blyttia die Eigentümlichkeit, daß „das Perianth schon vor der Befruchtung angelegt ist. Man findet nämlich außerhalb der Archegonien einige oben zerschlitzte schuppenförmige Gebilde, das sind dieselben, welche später auf der Spitze des Perianths sitzen. Sie werden durch interkalares Wachstum ihrer Insertionszone weit emporgehoben" (Goebel, Flora 96, 1906, p. 178). Vgl. ferner Fig. 157 auf Taf. XIV bei Goebel, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXXIX, 1928!

In der Übersicht über das System der Lebermoose, die Goebel (Organographie II, 3. Aufl., p. 911) gegeben hat, ist versehentlich angeführt, daß Pallavicinia (Blyttia) kein Perianth besitze.

2) Man vergleiche dazu auch das über die Form von Sojadibawah unten S. 178 Gesagte.

sprochen wird. Die zahlreich vorhandenen geöffneten Kapseln waren sämtlich zweiklappig aufgesprungen und die Klappen auch am Scheitel voneinander getrennt (Fig. 7). Von letzterem Punkte abgesehen, besteht also Ähnlichkeit mit H. Phyllantus und Blyttia Lyellii. Für diese gibt Leitgeb[1]) an, daß sie normal eine Capsula quadrivalvis haben dürfte, er aber mehrere Kapseln zweiklappig aufgesprungen gefunden habe. Goebel[2]) bestätigt diese Bemerkung und ergänzt sie dahin, daß die zwei bzw. vier Hauptrisse in den von ihm studierten Fällen nicht ganz durchgingen, d. h. die Kapselwand an der Spitze im Zusammenhang blieb. Bei H. Phyllantus öffneten sich Kaspeln, die in Alkohol gelegen hatten, in zwei Längsrissen, oben blieb die Kapselwand ganz. An im Münchener Herbar befindlichen Exemplaren dagegen finde ich vierklappige Sporogone, die den für Blyttia erwähnten gleichen, während bei H. flabellatum die vier Valven sich voneinander lösen und auseinanderspreizen.

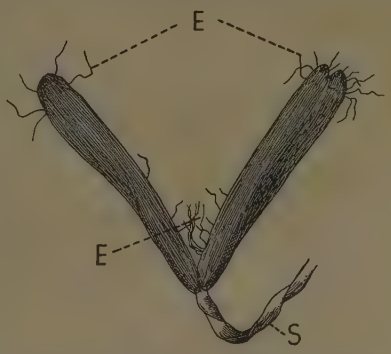


Fig. 7. Hymenophytum vom Wai Ila, aufgesprungene Kapsel. *E* Elateren *S* Seta.

### 6. Hymenophytum von Sojadibawah.

Zahlreich trat Hymenophytum neben anderen Lebermoosen an Fels- (Granit-) Blöcken entlang schattigen Waldbächen in der Gegend von Sojadibawah, südöstlich von Ambon, auf (vgl. Kartenskizze 2!). In den Bachläufen wächst daselbst die schon vor vielen Jahren von Karsten beschriebene Süßwasserfloridee Caloglossa amboinensis, auf die an anderer Stelle zurückzukommen sein wird. An Baumstämmen stößt man gelegentlich auf einen Kletterfarn, die Lindsaya repens, interessant durch die Ähnlichkeit ihrer Blattbildung mit Stenochlaena aculeata. Wie diese Pflanze besitzt sie zweierlei Blattformen: stark zerteilte Primärblätter und einfachere Folgeblätter, welche letztere allein fertil sind.

Von Hymenophytum waren am 3. Juli 1929, wo ich die Pflanzen sammelte, sowohl weibliche wie männliche Exemplare, dagegen keine Sporogone vorhanden. Jedoch überwiegen die Weibchen weitaus, und es bedarf schon einigen angestrengten Suchens, um männliche Pflanzen zu finden. Es wirft das auch einiges Licht auf andere Vorkommen mit nur weiblichen Pflanzen. Jedenfalls können die Männchen sehr leicht übersehen werden. Der Standort liegt etwa 150 m hoch.

1) A. a. O., p. 80.
2) Flora 96, 1906, p. 180.

Diese Form hat die meiste Ähnlichkeit mit H. Phyllantus; schon dadurch, daß der Thallus, wie auch bei der vorausgehenden Varietät, meist gestielt ist (die Pflanzen wachsen auch hier rasig!), nähert sich der Habitus H. Phyllantus an. Noch deutlicher aber äußert sich die Ähnlichkeit mit diesem im Thallusquerschnitt und in der Beschaffenheit der männlichen Trägersprosse, so daß wir von einer f. phyllantoidea sprechen können.

Vor allem ist der Übergang der Rippe in die Flügel weit weniger scharf markiert als bei allen übrigen Formen (Fig. 4IV). Dies rührt daher, daß die Flügel entlang der Rippe ziemlich dick sind, man zählt vier bis fünf Zellagen im Querschnitt. Dadurch wird natürlich die Grenze zwischen Rippe und Flügeln stark verwischt, wenn auch nicht in dem hohen Maße wie bei H. Phyllantus, wo die Rippe kontinuierlich in die seitlichen Thallusflächen übergeht (Fig. 1I). Mit diesem stimmt die Form von Sojadibawah auch darin überein, daß die Flügel bis etwa zur Hälfte ihrer Breite drei- bzw. zweischichtig sind. Bei H. Phyllantus allerdings sind sie noch dicker, während sie doch sonst nur eine einfache Zellfläche darstellen. Diesem Verhalten geht parallel eine geringere anatomische Differenzierung des Leitstranges. Zwar ist dieser deutlich vom Grundgewebe unterschieden, es sind aber vermittelnde Zellen vorhanden (Fig. 4IV). Doch war dies auch für die f. gigantea von Siberut hervorzuheben. Es handelt sich in all dem also nicht etwa um eine Übereinstimmung mit H. Phyllantus, sondern bloß um eine Annäherung oder Parallelbildung.

Im Gegensatz zu sämtlichen anderen Formen ist auch der an sich breite Flügelsaum der männlichen Sexualsprosse auffallend wenig gelappt. Namentlich beobachtet man an ihm nicht die langen zipfelartigen Hervorragungen, die sonst regelmäßig, dagegen bei H. Phyllantus nur andeutungsweise vorhanden sind. Doch unterscheidet sich Hymenophytum von Sojadibawah von diesem wieder durch die breite Flügelung der Antheridienäste, ihre Länge (siehe Tabelle 2!) und das Vorhandensein gestreckter Zellen, welche den Leitstrang vertreten und von der Basis bis zur Spitze reichen[1]).

In der Ausbildung der weiblichen Trägersprosse herrscht vollkommene Übereinstimmung mit den anderen Formen: ihr Rand ist stark gefranst und die Zipfel des Perichaetiums haben die durchschnittliche Länge von 1600 μ.

Überblicken wir an Hand der Tabelle 2 die Gesamtheit der neuen

1) Vgl. unten p. 201.

Formen noch einmal, so können wir zwar Unterschiede feststellen. Durch die Größe des vegetativen Thallus (und anderer Teile) fallen aus dem Rahmen der übrigen heraus die als f. gigantea bezeichnete Form von Siberut und die mit einem Mykothallus ausgestattete Form von den Höhen zwischen Ambon und Rutung. Von letzterer sind keine Antheridienäste und Sporogone bekannt, lediglich weibliche Sexualsprosse. Diese stehen denen des H. malaccense St. nahe. Bei der Siberut-Form besteht kein Zweifel über die Zugehörigkeit zu dieser Art.

Stärker weicht das Hymenophytum von Sojadibawah vom Typus dieser Spezies ab; es besteht auf Grund der Anatomie des Thallus die Möglichkeit der Verwechslung mit H. Phyllantus, weshalb die Pflanze als f. phyllantoidea bezeichnet wurde. Nichtsdestoweniger ist sie ein einwandfreies H. malaccense, wofür nicht nur die Ausbildung der weiblichen Sprosse, sondern auch die beträchtliche Flügelung und Länge der männlichen Äste spricht.

Die Unterschiede der abweichenden Formen sind also nicht groß genug, um eine Aufstellung neuer Arten zu rechtfertigen. Wie anderwärts kommt es bei der Charakteristik des H. malaccense und Phyllantus nicht auf einzelne Merkmale, sondern auf einen Merkmalskomplex an. Es fragt sich also: stimmt die Mehrzahl der Merkmale der malayischen Formen, besonders ihrer Sexualsprosse, mit denen des H. malaccense St. überein? Und diese Frage ist entschieden zu bejahen. Soweit das H. malaccense aber ungenügend bekannt war (z. B. männliche Äste), herrscht unter den neuen Formen eine so große Einheitlichkeit, daß für die Beurteilung der Frage Schwierigkeiten daraus nicht erwachsen. Wir können H. malaccense St. demnach als eine Sammelart bezeichnen, der sowohl die sumatranischen Funde wie die Borneo- und Ambonpflanzen zugehören und deren Formenkreis sich wohl bei Entdeckung weiterer Standorte noch vermehren wird. Zeigen doch schon die auf Ambon gesammelten Pflanzen, wie stark die Art auf verhältnismäßig kleinem Raume variieren kann!

Damit, daß das von Ambon herrührende Hymenophytummaterial sich als zum Formenkreis von H. malaccense gehörig herausstellte, hat sich Goebels Vermutung bestätigt und sind die Angaben eines Vorkommens von H. Phyllantus im malayischen Archipel hinfällig geworden. Zugleich hat sich die Wahrscheinlichkeit, daß es dort noch auftaucht, sehr verringert. Denn, wie schon einleitend erwähnt, erstreckt sich das Verbreitungsgebiet von H. malaccense bis nach Neukaledonien. Leider sind die zwischenliegenden Inseln, besonders Neu-Guinea, bryologisch noch zu wenig bekannt. Auf den Aru-Inseln habe ich Hymenophytum

selbst an geeigneten Lokalitäten nicht angetroffen, was natürlich ein Vorkommen in anderen Teilen dieser stark gegliederten Inselgruppe nicht ausschließt. Dagegen gibt Schiffner[1]) von der im Bismarck-Archipel gelegenen Insel Neu-Hannover ein „Podomitrium majus nova sp." an, von dem er selbst sagt, daß es vielleicht als „var. major" zu dem vorausgehend erwähnten „Podomitrium Phyllantus" von Ambon zu stellen sei. Da letzteres aber identisch ist mit H. malaccense St., so gehört — vorausgesetzt, daß die Bestimmung als „Podomitrium" überhaupt richtig ist — wohl auch die Form von Neu-Hannover zu dieser Art, die zu jener Zeit noch nicht von H. Phyllantus unterschieden wurde. Das einzige auszeichnende Merkmal, die Größe des bis 6 mm breiten Thallus, reicht nicht aus zur Begründung einer neuen Spezies, zumal die allein bekannten weiblichen Stände, besonders das Perichaetium, nach Schiffner mit denen des H. malaccense übereinstimmen. Es genügt hier der Hinweis auf die ebenfalls sehr großen Formen von Siberut und Ambon-Rutung[2]).

Im malayischen Gebiet fällt, trotz der Lückenhaftigkeit des Vorkommens, das Fehlen von Hymenophytum auf Java auf. Java ist die

---

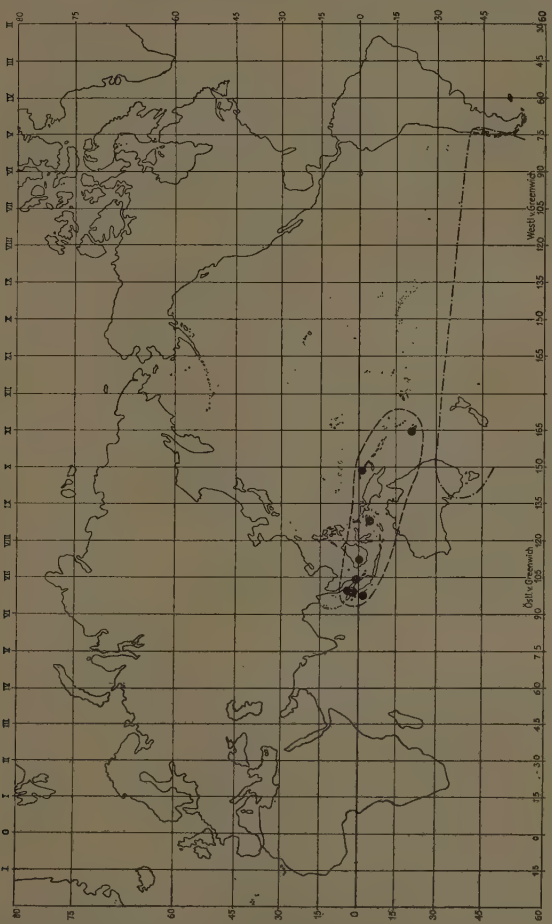
1) Die Forschungsreise S. M. S. Gazelle. IV. Teil, Botanik. Berlin 1889, p. 40.

2) Die Direktion des Botanischen Museums in Berlin-Dahlem besaß die Freundlichkeit, mir Proben der 1875 von Dr. Naumann auf Neu-Hannover gesammelten Pflanzen zur Verfügung zu stellen, die Herr Dr. Reimers mit einer wertvollen Notiz begleitete. Ich spreche dafür auch an dieser Stelle meinen Dank aus.

Nach Untersuchung dieses Materials kommen mir Zweifel, ob die Neu-Hannoverpflanzen überhaupt zu Hymenophytum gehören. Es sind nur zwei fertile Exemplare vorhanden. „Beide Pflanzen klebten auf einer Zeichnung Gottsches, die zwar mit dem nur wenige sterile Pflanzen enthaltenden Originalkonvolut der Naumannschen Sammlung auf einem Herbarbogen befestigt ist, aber nur die Bezeichnung „Blyttia Lyellii var. inermis" und keinen Fundort trägt. Es kommt darauf an, ob bei der Montierung des Herbars Gottsche Zeichnung und Originalkapsel richtig zugeordnet worden sind. Leider wird dadurch die richtige Einreihung der Neu-Hannoverpflanze sehr erschwert" (H. Reimers brieflich).

Die fertilen Pflanzen gehören nun einwandfrei zu Blyttia: sie tragen die von einem gefransten Perichaetium umgebenen Archegongruppen auf der Oberseite des Thallus über der Mittelrippe. Ob das Naumannsche Material noch andere fertile Exemplare enthielt, auf die Schiffner seine Diagnose gründete („Involucr. ♀ ut in Podom. Phyll.") oder ob ein Irrtum vorliegt, ist wohl kaum mehr zu entscheiden. Schiffner hat jedenfalls die von Gottsche herrührende Bestimmung als Blyttia Lyellii gekannt, da er sie in Klammer beifügt („Blyttia Lyellii a major Gott. in Msc."). Möglicherweise hat ihn auch die reichliche ventrale Verzweigung der vegetativen Thalli — er hebt sie in seiner Diagnose besonders hervor (frondes novellae e ventre costae vetustioris frondis prodeuntes") — zur Einreihung bei Hymenophytum veranlaßt.

bestdurchforschte Insel des Archipels, und zweifellos wäre das Moos einem der Reisenden dort aufgefallen. Auch ich konnte es im Bergwald von Tjibodas nicht entdecken, obwohl ich meine besondere Aufmerksamkeit darauf gerichtet hatte. Wie sich darin die ostwärts an-



Kartenskizze 4. Weltkarte mit der Gesamtverbreitung der Gattung Hymenophytum. — — — Grenze des Verbreitungsgebietes von H. malaccense. — · — · — Verbreitungsgebiet von Hymenophytum im australen Florenreich (Australien, Neu-Seeland, Südspitze von Latein-Amerika). ● Fundorte von H. malaccense.

schließenden kleinen Sunda-Inseln verhalten, muß weiteren Nachforschungen überlassen bleiben. Unter den von der Elbertschen Expedition von dort mitgebrachten Moosen ist es nicht enthalten. Java scheint in pflanzengeographischer Hinsicht überhaupt eine Ausnahme unter den

Inseln des Archipels zu bilden, wenn freilich auch manche Formen, die früher als Endemismen galten, neuerdings ihre Sonderstellung einbüßten. So wurde z. B. Metzgeriopsis auch von der Molukken-Insel Batjan [1]) und von Sumatra (Goebel 1925) bekannt. Treubia insignis blieb dagegen einstweilen auf Java beschränkt.

Die Gesamtverbreitung der Gattung Hymenophytum stellt sich derzeit in der aus der Kartenskizze 4 ersichtlichen Weise dar. H. malaccense gehört das malayische und papuasische Gebiet bis Neukaledonien an; auf letztgenannter Inselgruppe gesellt sich noch H. marginatum St. hinzu. H. Phyllantus dagegen ist mit H. flabellatum und dem diesem ähnlichen H. leptopodum (Taylor) St. [2]) auf das australisch-neuseeländische Gebiet beschränkt und vom Festlande Australiens bisher nur aus dessen südöstlicher Provinz beschrieben. Dort gehören sie nach Herzog [3]) zu den Leitarten der Lebermoosflora. Ob Hymenophytum auch im tropischen Nordosten Australiens vorkommt, ist bislang nicht bekannt. Die Laubmoosflora dieses Gebietes beherbergt eine Menge indomalayischer Typen [4]), so daß das Auftreten von H. malaccense nicht ausgeschlossen wäre, auch aus dem Grunde, weil das dem gemäßigten Süden Australiens angehörende H. Phyllantus kaum in den tropischen Norden des Kontinents hineinreichen wird. Auch Neukaledonien liegt noch im Bereich der Tropen (zwischen dem 20. und 23. Grad südlicher Breite), so daß sich H. malaccense bis dahin ausbreiten konnte. Danach wäre die Verbreitung der Gattung im indomalayischen, papuasischen und australischen Florenreich klimatologisch fundiert und den tropischen Gebieten das H. malaccense St. (und H. marginatum St.) eigentümlich, dem subtropischen Süden Australiens und der umgebenden Inselwelt die anderen Arten, besonders H. Phyllantus und flabellatum. In H. pedicellatum St. von Chiloé [5]) liefert die Gattung auch eines der vielen Beispiele für die floristische Verwandtschaft der Südspitze des latein-amerikanischen Kontinents etwa vom 40. Grad südlicher Breite

1) Vgl. Schiffner, V.: Morphologie und systematische Stellung von Metzgeriopsis pusilla. Österr. Bot. Zeitschr. 43, 1893, 118ff. Die Pflanze wurde auf Batjan von O. Warburg gesammelt, nicht von G. Karsten, wie Goebel (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXXIX, 1928, p. 29) versehentlich angibt.

2) Vgl. Stephani, Species Hepaticarum VI, p. 62. Ungenügend ist unsere Kenntnis des von Skottsberg auf der Insel Chiloé (Westküste von Südamerika) gesammelten und wohl H flabellatum nahestehenden H. pedicellatum St. (vgl. Stephani, Species Hepaticarum VI, p. 62).

3) Herzog, Th.: Geographie der Moose. Jena 1926, p. 367.

4) Herzog, Th.: a. a. O., p. 360.

5) Vgl. Anm. 2!

ab mit dem austral-antarktischen Florenreich, speziell dem Südosten Australiens mit Tasmanien und Neu-Seeland. Chiloé liegt ungefähr auf der gleichen Breite wie dessen Südinsel.

## C. Die systematische Stellung von Hymenophytum, besonders auf Grund des Baues der männlichen Sexualäste.

Während die weiblichen Sexualsprosse der Hymenophytum-Arten, auch des H. malaccense, gut bekannt sind, kann das von den männlichen Ästen nicht allgemein behauptet werden. Es ist deshalb im folgenden unsere Aufgabe, den Bau der die Antheridien hervorbringenden Sprosse deskriptiv und vergleichend zu verfolgen. Dies soll aber im Rahmen der allgemeineren Frage nach der Eingruppierung der Gattung Hymenophytum in das System der anakrogynen Jungermanniaceen geschehen, wofür die männlichen Äste neben anderen Merkmalen, namentlich den Sporogonen, wertvolle Handhaben liefern.

Nach Leitgeb[1]) ist „Umbraculum“ (H. flabellatum) der Gattung Blyttia „unstreitig“ nächstverwandt. Zu dieser wurde früher schon H. Phyllantus gestellt, das erst von Mitten wegen des ventralen Ursprungs der Frucht als selbständige Gattung Podomitrium abgetrennt wurde. Leitgeb hat aber ferner betont, daß Podomitrium „unzweifelhaft zunächst verwandt mit Umbraculum“ sei[2]), was später Stephani darin zum Ausdruck brachte, daß er die beiden Pflanzen mit Umbraculum leptopodum und der neu aufgefundenen malayischen Form zu dem schon von Dumortier aufgestellten Genus Hymenophytum vereinigte. Die Gründe, die hierfür maßgebend waren, sind bereits in der Einleitung dargelegt worden.

Diese Auffassung glaubte nun Cavers[3]) korrigieren zu müssen. Er schlägt „the restoration of the old division of Hymenophytum into two genera (Podomitrium and Umbraculum)“ vor und reiht die beiden Gattungen statt bei den Blyttiaceen (in die er Blyttia, Mörckia, Symphyogyna und Makinoa zusammenfaßt) bei den Aneuraceen ein, stellt sie also zu Aneura und Metzgeria in nächste Beziehung. Freilich bemerkt er, diese Einteilung sei „somewhat artificial“. Maßgebend ist ihm dafür „the restriction of the antheridia and archegonia to short special branches“. Aber ist dies wirklich, wie er meint, „one of the most characteristic features common to this four genera“?

---

1) A. a. O., p. 100.
2) A. a. O., p. 102.
3) The New Phytologist XI, 1910, p. 197.

Schon die Tatsache, daß die Geschlechtsäste bei Aneura seitlichen, bei Metzgeria und Hymenophytum (Podomitrium und Umbraculum) ventralen Ursprungs sind, dürfte nicht darüber hinwegtäuschen, daß hier Parallelbildungen vorliegen, die nichts über engere Verwandtschaft auszusagen brauchen und in verschiedenen Gruppen unabhängig und nebeneinander auftreten können. Um so mehr, als auch bei Blyttia und Mörckia ventrale Zweige ausgebildet werden, auf die zuweilen die Gametangien verlagert sind.

Der ventrale Ursprung der Geschlechtsäste sagt also noch gar nichts gegen die Zugehörigkeit zu den Blyttiaceen aus, im Gegenteil: wir können die Verlagerung der Sexualorgane auf kurz bleibende Ventralsprosse bei Hymenophytum aus einer im Blyttiakomplex allgemein vorhandenen Möglichkeit erklären.

Ventralsproßbildung am Thallus von Blyttia und Mörckia hat schon Leitgeb[1]) beobachtet. Sie findet sich bei beiden Gattungen neben der seitlichen Sproßbildung. Bei Blyttia erkennt man die durch Endverzweigung entstandenen Triebe, die aber bei den einfach-thallosen Formen durchaus nicht häufig sind, leicht daran, daß die Mittelnerven der beiden Gabelzweige unter sehr spitzen Winkeln erst nach längerem Verlaufe in dem gemeinsamen Fußstücke aneinander treffen und daß auch die Laubflächen sich unmittelbar ineinander fortsetzen. Viel häufiger ist nach Leitgeb jedoch die Sproßbildung an der Ventralseite des Thallus. „Diese Sprosse entspringen seitlich an der Mittelrippe, sind auf längere Strecken nur aus der Mittelrippe bestehend und erhalten erst allmählich und in einiger Entfernung von ihrer Insertion die einschichtige Laubfläche." Bei Mörckia sind die Ventralsprosse nach Leitgebs Wahrnehmungen in der Regel sehr schmächtig und fast ganz auf die Mittelrippe reduziert. „Es kommt aber auch vor, daß sie sich plötzlich verbreitern und wieder fast stielrund werden".[2]) Es

1) A. a. O., p. 80 und 87.

2) Auch die Symphogynen zeigen beide Formen der Auszweigung in reichem Maße, und es ist auch hier die interkalare Zweigbildung an der Ventralseite des Mittelnerven manchmal häufiger als die Endverzweigung (Leitgeb, a. a. O., p. 71).

Über den Zusammenhang zwischen lateraler und ventraler Verzweigung hat schon Leitgeb gehandelt. Er konnte an H. flabellatum „ganz genau den Vorgang verfolgen, wie einfach dadurch, daß die Astanlage in spätere Entwicklungsstadien des Segmentes verlegt wird, die eine Form der Endverzweigung in die andere übergeht, wobei das Bestreben hervortritt, die Sproßanlage nach der Ventralseite und von der Sproßspitze weg zu verlegen" (a. a. O., p. 17). Die Ventralsprosse werden also in akropetaler Folge angelegt, entwickeln sich aber meist nicht sogleich, sondern verharren als „Augen" in einem Ruhezustand, um bei gegebener Zeit auszuwachsen.

scheinen mir diese Angaben Leitgebs wenig beachtet worden zu sein.

Später hat Mader[1]), ein Schüler Goebels, auf experimentellem Wege (durch Wasserkultur) bei Mörckia Ventralsprosse hervorbringen können, „die in Entstehungsweise und Ausbildung mit jenen der Gattung Hymenophytum fast übereinzustimmen scheinen". Ihre Anlage erfolgt zu beiden Seiten der Mittelrippe in regelmäßigen Abständen, nur sollen sie ein stärkeres Längenwachstum als bei Hymenophytum besitzen[2]).

Bei Hymenophytum nun ist die ventrale Verzweigung die Regel. Immerhin kommt auch hier seitliche Sproßbildung vor, z. B. bei H. malaccense (Form von Asilulu und von den Höhen zwischen Ambon und Rutung, Fig. 34 *III*). Auf ihr beruht ja bei H. flabellatum und leptopodum die Bildung eines nach Art eines Hymenophylleenblattes gefächerten Thallusendes.

Die Geschlechtsorgane stehen bei Blyttia und Mörckia gewöhnlich an der Dorsalfläche des Thallus. Wie aber schon Leitgeb[3]) beobachtet hat, kommen sie bei Blyttia gar nicht selten auch auf den Ventralsprossen vor. Es ist darin also schon ein Verhältnis angedeutet, das bei Hymenophytum zum normalen geworden ist. In diesem Zusammenhang ist von besonderem Interesse, daß es Mader gelungen ist, bei Mörckia durch Kultur in Nährlösungen die Gametangienbildung an den Zuwachsstücken vollständig zu unterdrücken und Ventralsprosse zu erzeugen, die reichlich Antheridien bzw. Archegonien trugen und sogar beschränktes Wachstum zeigten, somit als ganz kurze, dicht mit Gametangien besetzte Gebilde erschienen. Damit sind aber bereits die Verhältnisse erreicht, welche bei Hymenophytum die Regel sind und als Gattungscharakteristikum betrachtet werden können.

---

Dadurch kann der Anschein erweckt werden, als handle es sich bei dem Auftreten von Ventralsprossen in größerer Entfernung vom Sproßscheitel um Regenerationserscheinungen. Dies kann zwar der Fall sein, gewöhnlich gehen jedoch die Ventralsprosse aus ruhenden Knospen hervor.

Der Unterschied zwischen ventraler und seitlicher Verzweigung beruht sonach auf der verspäteten Anlage der Seitenzweige. Das Segment, aus dem die Bauchsprosse hervorgehen, hat sich zur Zeit ihrer Anlegung schon lebhaft geteilt, wodurch die Initiale auf die Unterseite des Thallus verlagert wurde.

1) Untersuchungen über die Gattung Mörckia Gott. Planta 8, 1929, p. 742.

2) Mader stützt sich bei dieser Aussage auf Goebels Abbildung von H. Phyllantus (Organographie II, 2. Aufl., p. 562); an der dargestellten Pflanze sind nur junge Ventralsprosse zu sehen, die natürlich kurz sind. Sie können aber sehr beträchtliche Längen erreichen.

3) A. a. O., p. 85.

Darin gibt sich Hymenophytum deutlich als eine dem Blyttia- bzw. Diplomitrium-Komplex anzugliedernde Gruppe zu erkennen. In welcher Weise die Verbindung herzustellen ist, kann man kaum genauer angeben. Soweit es in der Form von Stammbäumen versucht wurde, bieten diese der Kritik so viele Anhaltspunkte, daß ihr Wert zweifelhaft erscheint. So kommt Cavers mit seinem eigenen Stammbaum in Konflikt. Er schreibt: „Umbraculum may be derived from a Symphyogyna-like form by the relegation of the sexual organs and the development of a perianth after fertilisation. In Blyttia and Podomitrium, which have many points of resemblance, the perianth is developed before fertilisation, and outside it there is a cup-like involucre; probably Podomitrium bears somewhat the same relation to Blyttia that Umbraculum does to Symphyogyna“[1]). In seinem Stammbaum der Anacrogynen[2]) aber strahlen Blyttia, Umbraculum, Podomitrium (und Metzgeria) in gleicher Weise von Symphyogyna aus, so daß die im Text ausgeführten verwandtschaftlichen Beziehungen darin nicht zum Ausdruck kommen. Die Linie zwischen Umbraculum und Symphyogyna beruht auf einer vielleicht allzu starken Betonung der Eigentümlichkeit, daß das Perianth, anders als bei Blyttia und Podomitrium, erst nach der Befruchtung entsteht. Auf Grund dieses Merkmals und Abweichungen im Kapselbau glaubt Cavers Umbraculum von Podomitrium abgrenzen zu können.

Was das Perianth anlangt, so ist aber der Unterschied gar nicht so einschneidend. Bei Podomitrium, also H. Phyllantus und malaccense, ist das Perianth oben gefranst. Diese Zipfel sind es, welche schon vor der Befruchtung vorhanden sind und nachträglich auf gemeinsamer Basis emporgehoben werden[3]). Wären sie nicht entwickelt, so hätten wir in der Umgebung der Archegongruppe vor der Befruchtung lediglich eine ringförmige meristematische Zone. Das ist der Fall bei Umbraculum, wo das Perianth oben einen glatten Rand hat und deshalb auch vor der Befruchtung nicht in Erscheinung tritt.

Die Unterschiede im Bau der Kapselwand sind keine so tiefgreifenden, daß sie zur Aufteilung der Gattung Hymenophytum unbedingt Veranlassung geben müßten, wenngleich sich darin Podomitrium, also H. Phyllantus und malaccense, etwas enger an Blyttia anschließt als H. flabellatum. Die Nachuntersuchung der Verhältnisse an H. malaccense ergab jedoch eine größere Übereinstimmung, als sie aus der bisherigen Literatur zu entnehmen ist. Deshalb sei hier kurz darauf eingegangen.

1) The New Phytologist IX, 1910, p. 231.
2) A. a. O., p. 229.
3) Vgl. Anmerkung 1, S. 176.

Nach Andreas[1]) und Goebel[2]) sind H. flabellatum und Phyllantus unterschieden hauptsächlich im Bau der äußeren Kapselwand und des Elaterenträgers. Es besteht bei beiden Arten die Kapselwand, von der Spitze abgesehen, aus zwei bis drei Zellschichten: ein bis zwei zartwandigen inneren und einer äußeren, welche die Bewegungen beim Öffnen der Kapsel bedingt und deren Zellen langgestreckt sind. Bei H. flabellatum (Fig. 8) sind die Radialwände dieser Zellen ungleichmäßig, bei H. Phyllantus gleichmäßig verdickt[3]). Letztere Art stimmt darin vollkommen mit Blyttia überein.

Dieser Unterschied wird aber überbrückt durch H. malaccense. Da die Sporogone dieser Pflanze noch nicht bekannt sind, sei ihr Bau etwas genauer geschildert und gleich von vornherein bemerkt, daß hierin die Formen von Silberut, Asilulu und vom Wai Ila (von denen allein ich Sporogone gefunden habe) sich vollkommen gleich verhalten. Die äußere Schicht der Kapselwand besteht, wie bei H. Phyllantus,

Fig. 8. H. flabellatum, Sporogonwand von außen gesehen. Stark vergr.

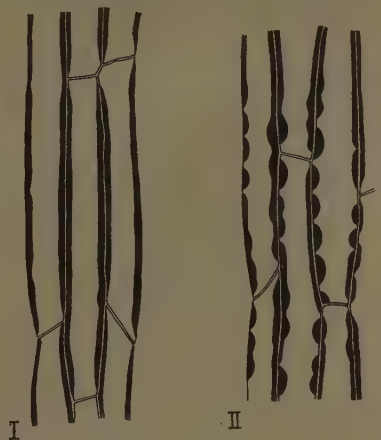



Fig. 9. H. malaccense (Form vom Wai Ila). Die Wandverdickungen sind nicht so stark entwickelt wie bei H. flabellatum. Gegen die Spitze der Kapsel beobachtet man *(II)* auch unterbrochene Wandverdickungen. Stark vergr.

zum größten Teil aus langgestreckten Zellen mit gleichmäßig verdickten Radial-Längswänden (Fig. 9 *I*). Aber man findet unter diesen nicht gerade selten solche, bei denen die Verdickung nicht gleichmäßig, sondern nach Art derjenigen bei H. flabellatum unterbrochen ist. Besonders gegen das obere Ende der Kapsel treten diese Zellen zahlreicher auf (Fig. 9 *II*). Vermutlich wäre das gleiche bei H. Phyllantus

1) Andreas, J.: Über den Bau der Wand und die Öffnungsweise des Lebermoossporogons. Flora 86, 1899, S. 195ff.

2) Flora 96, 1906, S. 180ff.

3) Stephanis Angabe (Species Hepaticarum I, p. 305): „cellularum parietes .. valde incrassatae" ist aber übertrieben. Die Verdickung ist relativ schwach.

zu beobachten, doch steht mir zur Nachuntersuchung kein geeignetes Material zur Verfügung.

Auch im inneren Bau der Kapsel schließt sich H. malaccense ganz dem H. Phyllantus an. Die zartwandigen Zellagen, welche den Sporenraum umkleiden, gehen an der Spitze über in den dem Scheitel des Sporogons anliegenden flachen Zellkomplex, der bis zu sieben Zellagen stark wird und sehr an den Elaterenträger von H. flabellatum erinnert (Fig. 10). Einzelne der an den Sporenraum grenzenden Zellen sind zu kurzen, spitz zulaufenden Schläuchen ausgewachsen, die entweder glatte Wandungen haben, oder aber mit deutlichen Spiralbändern ausgestattet sind. Diese Beschreibung paßt ebenso auf H. Phyllantus, wo sich besagte Zellen von den Zellen des Elaterenträgers bei H. flabellatum nach Andreas nur durch ihre schwächere Verdickung unterscheiden [1]). Auch sitzen bei H. malaccense an und zwischen diesen Zellen Elateren fest, was wohl auch für H. Phyllantus zutrifft. Andreas konnte darüber an dem von ihm untersuchten Herbarmaterial keine Klarheit erlangen.

Fig. 10. H. malaccense (Form von Siberut), Längsschnitt durch die Spitze des Sporogons. Man sieht den dem Scheitel anliegenden flachen Zellkomplex. Einzelne der innersten Zellen desselben sind zu Schläuchen ausgewachsen, die zwischen die Sporen eindringen und entweder glatte oder spiralig verdickte Wände haben. Die Zellen der äußersten Wandschicht sind in den Radialwänden verdickt. Außen wird das Sporogon von der Kalyptra umgeben, an der oben ein Rest des Archegonhalses erhalten ist. Stark vergr. (Mikrophotographie).

Es kann danach keinem Zweifel unterliegen, daß wir es in dem apikalen Zellkörper des Sporogons beider Podomitrium-Arten mit derselben Bildung zu tun haben, die bei H. flabellatum als Elaterenträger bezeichnet wird. Ein zentraler, steriler Gewebekörper, eine der von Aneura und Metzgeria ähnliche „Columella", wie Andreas [2]) nach der Untersuchung aufgesprungener Kapseln vermutet, ist aber auch hier nicht vorhanden. Goebel [3]) findet in ungeöffneten reifen Kapseln den „Elaterenträger" ähnlich ausgebildet wie bei H. Phyllanthus, „als eine flache Verdickung des oberen Teiles der Kapselwand". Es herrscht also im Grunde Übereinstimmung im inneren Kapselbau. Eine auf die vorhandenen kleinen Unterschiede gegründete Aufteilung der Gattung Hymenophytum in zwei Geschlechter erscheint auch von hier aus kaum berechtigt.

---

1) Vgl. die Abbildung Fig. 16 bei Andreas (a. a. O., p. 197), die man unwesentlich verändert bei Cavers (The New Phytologist IX., 1910, p. 199, Fig. 30 *II*) wiederfindet.

2) A. a. O., S. 196.

3) Flora 96, 1906, S. 181.

Die Öffnungsweise der Kapseln bei H. malaccense und den anderen Arten wurde früher schon erwähnt[1]). Es schließt sich darin Hymenophytum durchaus dem Blyttia-Komplex an[2]).

Wir stehen also auf dem Standpunkt, daß es wenig zweckmäßig ist, nach Art von Stammbäumen lineare Beziehungen zwischen den einzelnen Gattungen herzustellen. Wichtiger ist die gute Umgrenzung der Formenkreise. So können wir auf Grund einer Reihe von Merkmalen die Gattungen Blyttia, Mörckia und Hymenophytum zur Gruppe der Diplomitrien zusammenfassen[3]), wobei es gleichgültig ist, wie sie im einzelnen zusammenhängen. Jedenfalls ist ein gemeinsamer Anlagenkomplex (Typus) vorhanden, der in den einzelnen Gruppen sich verschieden manifestiert. Man könnte in den ganzen Formenkreis auch noch Symphyogyna aufnehmen, wenn man annähme, daß das Fehlen eines Perianths bei dieser Gattung nicht ein grundsätzliches, sondern ein abgeleitetes ist. Untersuchungen liegen darüber noch keine vor. Es wäre aber möglich, daß das Perianth der Anlage noch vorhanden ist, an seiner Ausbildung aber durch die massige Entwicklung der Kalyptra, die bei den eigentlichen Diplomitrien dünn und hinfällig ist, verhindert wird[4]). Durch sie wird an der reifen Frucht ein Perianth vorgetäuscht[5]).

1) Vgl. S. 177.

2) Die Sporogon-Entwicklung ist bei keiner der Hymenophytum-Arten studiert. Bei H. malaccense wird das von mir gesammelte Material vermutlich dafür ausreichen.

3) Die Schiffnersche Einreihung von Hymenophytum bei den Metzgerioideae (Engler-Prantl, Die Natürl. Pflanzenfamilien, I, 3) wurde schon von Goebel (Flora 96, 1906, S. 179) abgelehnt.

4) Es wird der ganze, die Archegonien tragende Torus in die Zellvermehrung einbezogen, also auch die Gewebezone, aus der sonst das Perianth hervorgeht.

5) Wenn Leitgeb (a. a. O., p. 90) Symphogyna Hymenophyllum M. et N. zu Umbraculum, also Hymenophytum stellen möchte, so ist er dabei das Opfer einer doppelten Täuschung geworden: einmal hat ihn der Umbraculum-ähnliche Habitus der Pflanze betrogen, der ähnlich wie bei Blyttia „decipiens“ eine Parallelbildung darstellt. Sodann ließ er sich durch Hookers Abbildung (Musci exotici vol. I, tab. XIV) und Beschreibung („calyce duplice“) verleiten, eine doppelte Umhüllung der Frucht anzunehmen, die natürlich vorhanden ist. Aber die innere Hülle ist nicht ein Perianth, sondern die Kalyptra, in deren bei Hooker angedeuteter Zähnung wir die emporgehobenen, unbefruchtet gebliebenen Archegonien zu sehen haben. Da ferner Hookers Abbildung ungewiß läßt, ob die Frucht an der Dorsal- oder an der Ventralseite des Thallus entspringt, dies aber nach Hooker auch bei „Jungermannia flabellata“ (= H. flabellatum) der Fall ist, so glaubt er annehmen zu dürfen, daß ein „Umbraculum“ vorliegt.

Symphogyna Hymenophyllum ist bisher nur aus Neuseeland bekannt. Im Münchener Herbar liegen jedoch zwei Exemplare, die von Kurz auf dem Pangerango (Java) gesammelt sind. Die Vermutung, daß eine Verwechslung mit Blyttia

Man wende gegen die eben dargelegte Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse im Formenkreis der Diplomitrien nicht etwa ein, daß sie der stammbaummäßigen gegenüber einen Verzicht auf Genauigkeit bedeute. Sie verzichtet zwar auf direkte Anschlüsse, in der Erkenntnis, daß diese bestimmte Einsichten doch nur vortäuschen. Dafür aber bringt sie in anderer Hinsicht Vorteile. Es könnte ja auch sein — und vieles spricht dafür —, daß der ganze Verwandtschaftskreis einmal ein „Formenkontinuum" darstellte, in dem eine Unterscheidung einzelner Gattungen, wie dies gegenwärtig der Fall ist, nicht möglich war. Dieses Kontinuum wäre symbolisiert durch den äußeren gemeinsamen Kreis unseres Schemas (Fig. 11). Aus ihm wären die als kleinere Kreise eingetragenen Gattungskomplexe geboren, die somit, obwohl eng zusammengehörend, doch nicht in direkter Verbindung miteinander stehen würden: was das Ziehen von Linien zwischen ihnen verbietet.

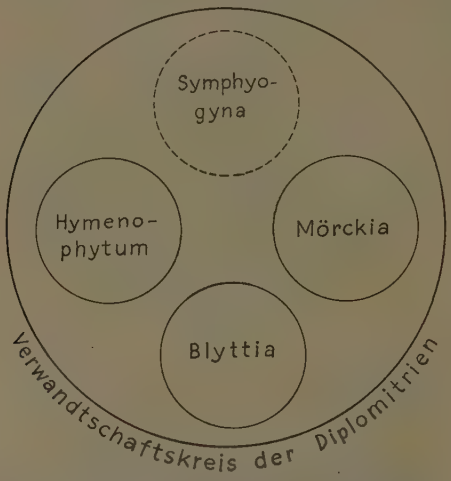



Fig. 11. Symbol zur Veranschaulichung der im Text vertretenen Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse im Diplomitrienkomplex.

Die Einheitlichkeit der Gattung Hymenophytum kommt wohl am deutlichsten zum Ausdruck bei einer vergleichend-morphologischen Darstellung der Antheridienäste. Durch H. malaccense wird hier eine sehr enge Beziehung zu Blyttia geschaffen.

Hymenophytum stimmt mit manchen anderen Lebermoosen darin überein, daß die Sexualsprosse der ursprünglichen Gestaltung noch näher stehen als die vegetativen, weniger hypothetisch gesprochen: eine

---

Zollingeri (vgl. Anm. 1, S. 191) vorliegt, mithin der Formparallelismus beider Gattungen dem (übrigens unbekannten) Bestimmer der Pflanzen ein Bein gestellt hat, hat sich bei Nachuntersuchung bestätigt. Es ist die äußere Hülle nicht als einseitige Schuppe ausgebildet, sondern greift um den ganzen Archegonstand herum; ferner ist ein schon vor der Befruchtung angelegtes Perianth vorhanden. Symphogyna Hymenophyllum muß damit für Java gestrichen werden. Es ist auf Neuseeland beschränkt.

höhere (reichere) Gliederung zeigen als diese. Das Scheitelzellwachstum der Triebe, auf das diese Erscheinungen zurückgehen, wollen wir aber hier noch außer acht lassen, um den Zusammenhang zu wahren; es wird im Anhang behandelt werden.

Gehen wir aus von den Verhältnissen bei Blyttia. In Fig. 12 ist ein Thallusast einer männlichen Pflanze von Blyttia Zollingeri dargestellt, die ich auf dem Sipintu (Nord-Sumatra) gesammelt habe[1]).

Fig. 12. Blyttia Zollingeri, Ende eines Antheridien tragenden Thalluslappens. *A* Antheridien, *S* die sie überdachenden Schuppen, *M* durchschimmernder Leitstrang des Thallus. Vergr. ca. 30fach.

1) Blyttia Zollingeri gehört wie Blyttia decipiens zu jenen Formen der Gattung, deren Thallus nicht einfach ist, sondern gegliedert in „Stiel" und „Lamina", wodurch dem H. flabellatum ähnliche Umbraculum-Formen erzeugt werden (Fig. 32 *I*). Die letztere Art unterscheidet sich nach Stephani (Species Hepaticarum I, p. 325) von Blyttia Zollingeri nur durch die kurzen Randzähne des Thallus und ist bislang allein vom Gebirge Ceylons bekannt. Blyttia Zollingeri wurde seither außer in Java (wo es auf den Bergen Gedeh und Pangerango vorkommt) nur noch auf den Philippinen von Elmer gesammelt (Cuervos Mts. im Osten der Insel Negros, nach einem im Münchener Herbarium befindlichen Exemplar).

Ich selbst habe eine ähnliche Form 1929 in Sumatra unter dem Gipfel des Sipintu (der höchsten Erhebung des äußeren Kraterrandes des Vulkans Sibajak bei Medan) in einer Höhe von etwa 2300 m angetroffen. Die Pflanze trat dort teils an exponierten Stellen, teils im Schatten von Felsblöcken in zwei verschiedenen Wuchsformen auf, zusammen namentlich mit einem kleinen Trichomanes und zwei Gleichenien, der Gl. vulcanica Blume und einem ganz neuen Typ dieser Gattung

Der Thallus ist breit geflügelt und am Rande gelappt bzw. mit Zähnen versehen. In einer rinnenförmigen Vertiefung der Oberseite trägt er

mit einfach-gefiederten, aber nicht „gegabelten" Blättern, der in einem anderen Zusammenhang beschrieben werden soll.

Bei der Bestimmung der Pflanze, die nur zu Bl. decipiens oder Zollingeri gehören kann, kommt man in Schwierigkeiten. Da sich beide Arten nur in der Beschaffenheit des Thallusrandes unterscheiden, so ist dieser auch bei der neuen Sumatra-Form in erster Linie maßgebend für die Zuweisung derselben zu einer der beiden Arten. Für Bl. decipiens wird angegeben, die Zähne seien zwei bis drei Zellen lang, Bl. Zollingeri soll bis zu sechs Zellen lange Wimpern besitzen.

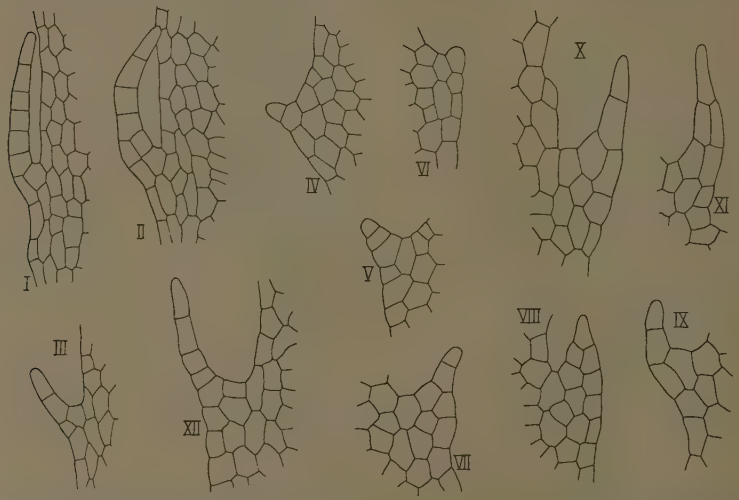



Fig. 13. Randzähne des Thallus: *I—III* von Blyttia Zollingeri, *IV—VI* von Blyttia decipiens, *VII—XII* der Blyttia vom Sipintu (Bl. Zollingeri f. intermedia). *I*, *IV*, *VII* die jeweils häufigste Form. Vergr. 100fach.

Letzteres fand ich bestätigt, wenngleich hervorzuheben ist, daß zahlreiche Zähne aus weniger als sechs, häufig z. B. nur aus zwei Zellen bestehen (Fig. 13 *I*, *II* und *III*). Auch sind die basalen Zellen nicht selten durch Längswände geteilt. Im allgemeinen aber sitzen die Zähne dem Thallusrande mit sehr schmaler Basis und ziemlich unvermittelt auf.

Bei Bl. decipiens (untersucht an im Münchener Herbar befindlichen, von Goebel 1885 bei Kandy, Ceylon, gesammelten Pflanzen) dagegen ist der Grund der Zähne stark erweitert (Fig. 13 *IV*, *V* und *VI*): diese erscheinen somit als die Spitzen welliger Hervorragungen des Thallusrandes und sind meist nur ein oder zwei, selten drei Zellen lang. Die beiden Specimina sind daran eigentlich recht gut zu unterscheiden.

Die Sumatra-Form (Fig. 13 *VII—XII*) nimmt in der Ausbildung der marginalen Zähne des Thallus eine Mittelstellung ein. Gewöhnlich sind sie zwei- bis dreizellig, wobei

entlang und zu beiden Seiten der Mittelrippe Antheridien, welche von Schuppen überdacht sind, die sich nach dem Scheitel zu öffnen.

Es gilt für die Antheridienäste im allgemeinen dasselbe, was Farmer[1]) von Pallavininia (Blyttia) decipiens sagt: „A branch of the thallus bearing antheridia differs from the sterile ones inasmuch as it is considerably narrower, and in this feature it recalls the behaviour of the pinnae of many Ferns, where the sporophylla differ from the sterile leaves of the same plant." Uns liegt allerdings der Vergleich mit der Sporengeneration der Farne weniger nahe als der mit den Verhältnissen bei H. malaccense, worauf wir unten zurückkommen.

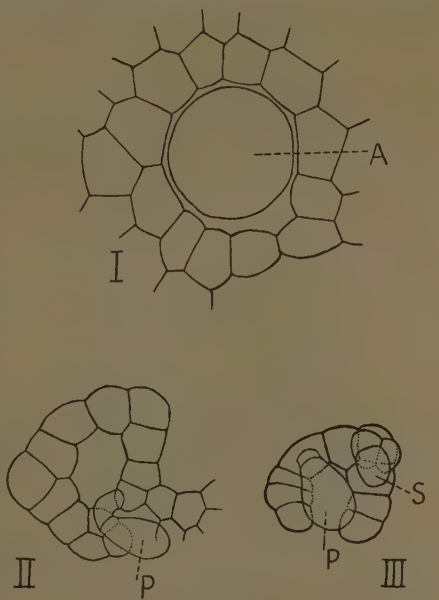



Fig. 14. Blyttia Zollingeri, junge Antheridienschuppe im optischen Querschnitt: *I* an der Basis, *II* etwa in der Mitte, *III* oberer Rand derselben. *A* Antheridium, *P* Schleimpapille, *S* Spitze der Schuppe. Stark vergr.

die beiden unteren Zellen durch Längswände halbiert sein können. Selten kommen fünfzellige Zähne vor. Was aber vor allem eine Annäherung an Bl. decipiens bedingt, sind die Hervorragungen des Thallusrandes an den Stellen, wo die Zähne entspringen. Sie kommen wie dort zustande durch Teilungen der ursprünglichen basalen Wimperzellen und sind um so breiter, je mehr solcher Teilungen stattfanden. Auch darin steht die Form Bl. decipiens nahe, daß der aufrechte Teil des Thallus einschließlich Stiel meist nur 3 cm, selten bis 3,5 cm lang ist, während Bl. Zollingeri kräftiger ist und eine Länge von 6 cm erreicht. Sicher hängt dieser Unterschied zum Teil von der Höhenlage ab, in der das Moos wächst, er soll aber deshalb nicht unerwähnt bleiben.

Mag also die Blyttia-Form vom Sipintu immerhin als zu Bl. Zollingeri gehörig angesehen werden — die Unterschiede zwischen dieser Art und der Bl. decipiens von Ceylon werden durch sie verwischt. Sie verbindet beide Arten auch in geographischer Hinsicht und sei als f. intermedia von Bl. Zollingeri bezeichnet.

In der Auffassung der Gattung Blyttia schließen wir uns jenen Autoren an, welche darunter die der Bl. Lyellii der Synopsis Hepaticarum nahestehenden Arten verstehen, also das Genus Pallavicinus oder Pallavicinia Stephanis und Schiffners.

1) Farmer, J. B.: On Pallavicinia decipiens Mitten (Studies in Hepaticae). Annals of Botany VIII, 1894, S. 35ff.

Die Antheridien treten sehr nahe dem Vegetationsscheitel auf und erscheinen anfangs als papillöse Ausstülpungen von Oberflächenzellen. Rings um sie bildet der Thallus einen niederen Wallrand, so daß sie nun am Grunde sehr seichter Mulden stehen (Fig. 14 *I*), welche der basiskope Teil des Randes in Form einer Schuppe überwächst, die anfangs also genau quer inseriert ist und das Antheridium von rückwärts deckt. Erst infolge der sehr starken Sproßstreckung wird die quere Insertion der Schuppe in die longitudinale übergeführt, wozu man Fig. 12

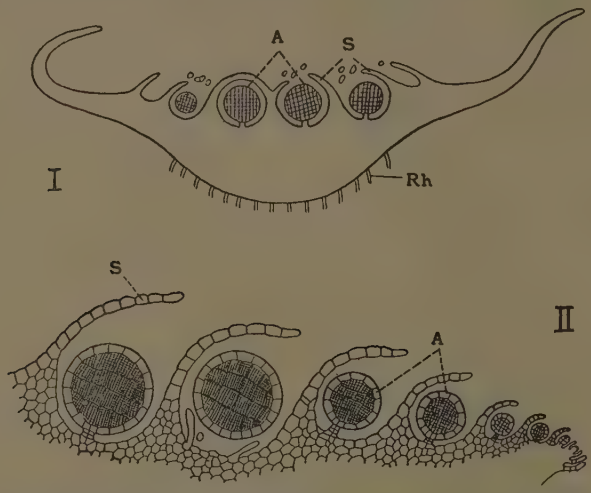



Fig. 15. Mörckia Flotowiana: *I* Querschnitt, *II* Längsschnitt durch einen männlichen Thallus. *A* Antheridien, *S* Antheridienschuppen, *Rh* Rhizoiden. Vergr. bei *I* 25fach, bei *II* 70fach. Nach Cavers.

vergleichen möge. Alles Verhältnisse, wie sie Leitgeb[1]) auch für Blyttia Lyellii geschildert hat.

Der freie Rand der Schuppen ist entweder glatt oder gefranst, meist ist nur ein längerer Zipfel vorhanden. Auch trägt er Schleimpapillen, jedoch nie an der Spitze, sondern immer nur seitlich davon (*P* in Fig. 14 *II* und *III*).

Ein Längs- und Querschnitt durch einen antheridientragenden Thallus von Mörckia Flotowiana, die sich im wesentlichen ganz ebenso verhält, möge das Gesagte ergänzen (Fig. 15 *I* und *II*). Man ersieht daraus (*II*) sehr deutlich, daß die Antheridien in seichten Höhlungen

1) A. a. O., 3. Heft, p. 79ff.

der Thallusoberseite stehen, die von den Schuppen überdacht und nach vorn offen sind. Aus dem Querschnitt kann man entnehmen, daß die Schuppen zum Teil miteinander verwachsen sind, man also auf einem Flächenschnitt in einer gewissen Höhe ein unvollkommenes Maschennetz erhalten müßte, dessen Maschen von den Kammerscheidewänden gebildet sind.

So viel über Blyttia zur Unterlage für den Vergleich mit den Arten von Hymenophytum. Von diesen steht Blyttia am nächsten H. malaccense. Ein männlicher Ast dieser Pflanze ist, von seinem ventralen Ursprung abgesehen, von einem Antheridienast oben geschilderter Blyttia Zollingeri eigentlich nur durch seine schmälere Flügelung und sein begrenztes Wachstum unterschieden und in letzterem Punkte nicht einmal gar zu scharf, da ja auch die Lacinien der aufrechten Blyttia-Sprosse nicht dauernd weiterwachsen, sondern nur eine begrenzte Länge erreichen.

Fig. 16. H. malaccense (Berhala-Form), männlicher Ast von der Oberseite. *St* Verschmälerte stielartige Basis, *S* Antheridienschuppen, *A* Antheridien, *Z* Zipfel des Thallusrandes. Vergr. ca. 40 fach.

In der Oberansicht eines männlichen Astes von H. malaccense (Fig. 16) tritt die Ähnlichkeit besonders hervor in der Lappung des ziemlich breiten Randes und darin, daß der Thallus entlang der Rippe rinnig vertieft ist. Man stelle sich vor, daß in Fig. 12 die Flügel des Thallus schmäler sind, und Blyttia stimmt mit H. malaccense in der Gestaltung der männlichen Thallusäste vollkommen überein. Bemerkenswert ist nur die „Stielung" bei Hymenophytum, sie hängt mit der ventralen Entstehung zusammen[1]).

1) Vgl. unten S. 214.

Auf Querschnitten bekommt man Ansichten, wie sie Fig. 17 zeigt, manchmal wohl auch solche, wo eine Antheridienkammer vollständig von der zugehörigen Schuppe überdacht, d. h. die Schuppe mit ihren beiden Nachbarn verwachsen ist. Die Querschnitte der Fig. 17 gehen also durch die obere Hälfte des Flächenschnittes der Fig. 18, ein Querschnitt durch die Mitte träfe drei Höhlen, von denen die mittlere geschlossen wäre, wie das in Fig. 15 *I* auf dem Querschnitt durch den Mörckia-Thallus in einem Fall zu sehen ist.

Ein Stück des Thallusrandes ist in Fig. 19 dargestellt. Man sieht die Zipfelung und erkennt, daß die Schleimpapillen zwischen den Randlappen sitzen. Wenn Goebel[1]) über H. malaccense schreibt: „An den fertilen Ventralsprossen sitzen die Papillen an der Spitze der

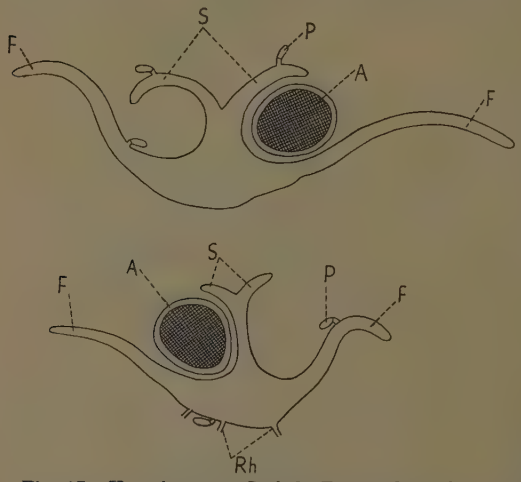



Fig. 17. H. malaccense (Berhala-Form), Querschnitte durch einen männlichen Ast. *A* Antheridien, *S* Antheridienschuppen, *P* Schleimpapillen, *F* Flügel des Thallus, *Rh* Rhizoiden. Vergr. 60fach.

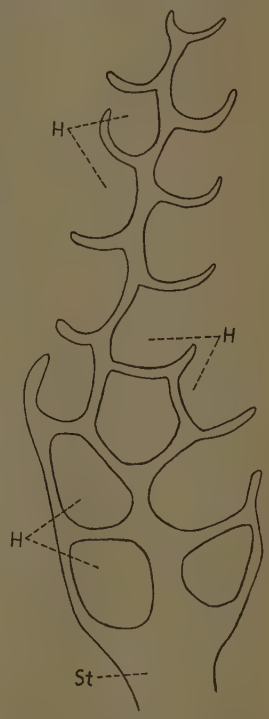



Fig. 18. H. malaccense (Berhala-Form), männlicher Ast im optischen Horizontalschnitt. *H* Antheridienhöhlen, *St* verschmälerte stielartige Basis. Vergr. 60fach.

dort deutlich hervortretenden Randlappen", so trifft dies wohl für die weiblichen Trägersprosse (Fig. 20) teilweise zu, nicht aber für die männlichen. Wenigstens konnte ich auch an ganz jungen Teilen nur in seltenen Ausnahmefällen beobachten, daß ein Randzipfel in einer Papille

1) Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXXIX, 1928, p. 92.

geendigt hätte. Auch bei den weiblichen Sprossen scheint mir eine Ausnahme vorzuliegen, wenn einmal ein Randzipfel mit einer Papille abschließt. Ob die kurzen, der Basis genäherten Zipfel, bei denen dies ziemlich regelmäßig der Fall ist (Fig. 20 *II*), Randlappen entsprechen, ist sehr fraglich, weil die betreffenden Randpartien männlicher Sprosse glatt sind und auch am Rande vegetativer Thallusäste mitunter an ein- bis zweizelligen Stielen emporgehobene Schleimpapillen vorkommen (Fig. 20 *I*), ohne daß man mit Gewißheit sagen könnte, daß es sich um Blättern gleichwertige Randemergenzen handelt.

Die Insertion der Antheridien, von denen alles Bemerkenswerte aus den Abbildungen der Fig. 21 *I* bis *III* hervorgeht, erscheint am deutlichsten auf einem etwas seitlich von der Mediane geführten Längsschnitt (Fig. 22). Der Thallus selbst nimmt an der Bildung der Kammern, in denen die Antheridien sitzen, nur geringen Anteil, diese werden in der Hauptsache von den Schuppen[1]) umschlossen, worin wir wieder große Ähnlichkeit mit einem entsprechenden Schnitt bei Blyttia oder Mörckia (Fig. 15 *II*) wahrnehmen und ein den Verhältnissen bei H. Phyllantus und flabellatum gegenüber primitiveres Verhalten erblicken können.

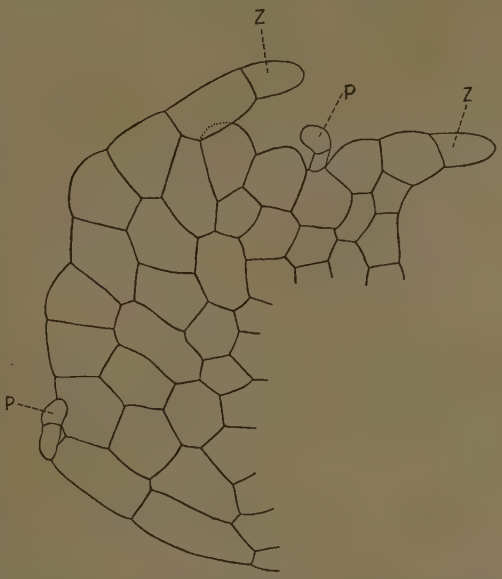



Fig. 19. H. malaccense (Form von Siberut). Thallusrand eines jungen Antheridienastes von der Unterseite. *Z* Randzipfel, *P* Schleimpapillen. Vergr. 150fach.

Dies kommt auch noch in anderer Hinsicht zum Ausdruck. Ganz gelegentlich kommt es vor, daß ein Antheridienast sich gabelt, d. h. sich, wie die vegetativen Thalli es manchmal tun, lateral verzweigt

1) Die Schuppen tragen an den seitlichen Rändern, zuweilen auch auf ihrer Oberseite, nie aber an der Spitze, eine Anzahl Schleimpapillen. Vgl. das oben S. 194 für Blyttia Zollingeri Gesagte.

(Fig. 5). Das ist nur dadurch möglich, daß das Längenwachstum, also die Tätigkeit der Scheitelzelle, verhältnismäßig lange anhält. Wir haben oben unter Abschnitt B schon bemerkt, daß die männlichen Äste bis 3,5 mm lang werden können (vgl. Tabelle 2). Schließlich aber hört das Längenwachstum doch auf und die Scheitelregion wächst, wie an den weiblichen Sprossen[1]), zu einer die seitlichen Flügel vorne verbindenden einschichtigen Zellfläche aus. Es ist anzunehmen, daß der

Fig. 20. H. malaccense (Form von Siberut), weiblicher Ast von der Unterseite: *I* jung, *II* ausgewachsen. Vergr. bei *I* 40fach, bei *II* 20fach. *III*, *IV* Schemata zu *I* und *II*. Bei *I* liegt der Vegetationspunkt noch in einer Einkerbung des Vorderrandes; er bildet blattartige Zipfel *(Z)*, von denen die der linken Thallushälfte allein gut sichtbar sind. Später hört die Scheitelzelltätigkeit auf, die Scheitelzelle teilt sich und gleichzeitig tritt das sie umgebende, noch meristematische jüngste Thallusgewebe (in *III* punktiert) in lebhafte Teilungen ein. Dadurch wird die Einkerbung des Randes beseitigt und seine Fransung deutlich wahrnehmbar (*II* und *IV*). *P* Schleimpapillen.

Vorgang, ähnlich wie dies Leitgeb[2]) für die Lacinien des Umbraculum-Thallus schildert, damit einsetzt, daß in der Scheitelzelle eine Querwand auftritt, worauf dann in dieser und den benachbarten Zellen noch weitere Teilungen, aber ohne bestimmte Regelmäßigkeit, folgen. Diese nach

1) Vgl. Fig. 20 und die Beschriftung dazu!
2) A. a. O., 3. Heft, S. 93.

Aufhören des regelmäßigen Spitzenwachstums eintretenden Teilungen und die darauf folgenden Zellstreckungen haben eben zur Folge, daß die Fläche des Thallus über die Lebensdauer der Scheitelzelle hinaus noch eine Verlängerung erfährt. Vielleicht gelänge es durch geschickte Beeinflussung, männliche Äste von H. malaccense zum vegetativen Weiterwachsen zu bringen (etwa in Wasserkultur oder bei Kultur in schwachem Licht). Es würde dann auf ein fertiles Stück ein steriles folgen, das nach einem gewissen Abstand wieder zur Antheridienbildung übergehen könnte, wie es etwa an männlichen Sprossen von Symphyogyna, z. B. S. brasiliensis[1]), zu beobachten ist. Dazu wäre nur notwendig, daß die Beeinflussung schon einsetzt, wenn die Scheitelzelle noch vorhanden und tätig ist.

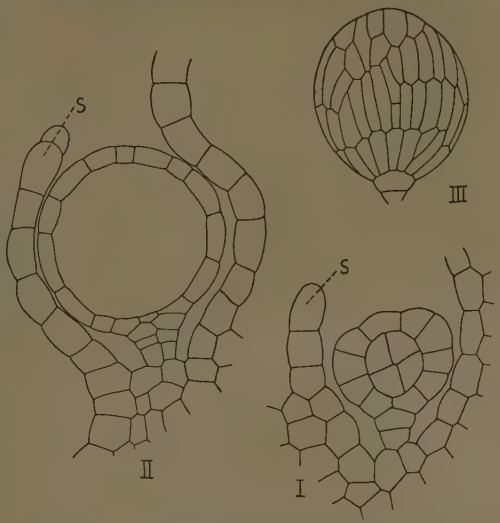



Fig. 21. H. malaccense (Berhala-Form), Antheridien: *I* junges, *II* reifes Stadium, *III* letzteres von außen. In *II* ist der Inhalt nicht gezeichnet. Die in *I* noch ungeteilten Zellen des Stieles sind in *II* durch Längswände zerlegt. *S* Antheridienschuppen. Vergr. 150fach.

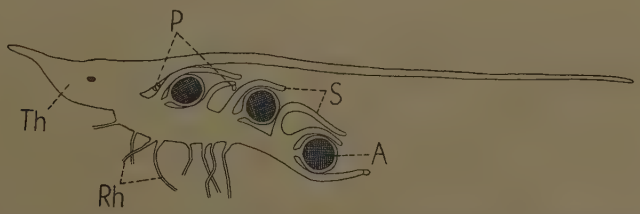



Fig. 22. H. malaccense (Berhala-Form), etwas seitlich geführter Längsschnitt durch einen Antheridienast mit Mutterthallus (*Th*). *A* Antheridien, *S* Antheridienschuppen, *Rh* Rhizoiden, *P* Schleimpapillen. Vergr. ca. 40fach.

Infolge der erheblichen Länge, welche die männlichen Äste von H. malaccense erreichen, trifft Stephanis Gattungsdiagnose in diesem

1) Vgl. Fig. 38*I* bei Cavers: The New Phytologist IX, 1910.

Punkte nicht mehr zu. Er schreibt: „rami masculi brevissimi..... disciformes, anguste alati". Diese Stelle, die überdies nur auf H. flabellatum paßt[1]), ist also zu korrigieren und muß lauten: „rami masculi usque ad 3,5 mm longi, oblongi vel disciformes, alis latis laceratisque vel limbo angusto dentato".

H. Phyllantus und flabellatum schließen sich in der Ausbildung der Antheridiensprosse an H. malaccense an. Schon Leitgeb bezeichnete

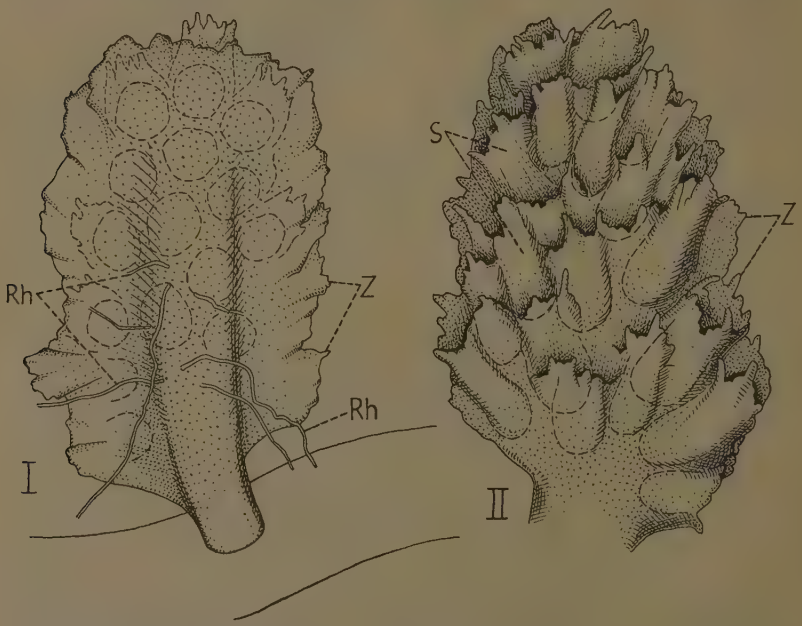



Fig. 23. H. Phyllantus, männlicher Ast: *I* von der Unterseite, *II* von der Oberseite. *S* Antheridienschuppen, *Z* Randzipfel des Thallus, *Rh* Rhizoiden. Die Antheridienhöhlen bzw. Antheridien schimmern durch. Vergr. 40fach.

es als unzweifelhaft, daß die Antheridienstände von Umbraculum als verkürzte Seitensprosse zu betrachten sind, ebenso die von Podomitrium, „bei denen aber die Verkümmerung doch nicht bis zu dem Grade wie bei Umbraculum fortgeschritten ist"[2]).

Von H. Phyllantus stand Leitgeb kein Material zur Verfügung.

---

1) Vgl. Goebel in Flora 96, 1906, S. 174.

2) A. a. O., 3. Heft, p. 99 und 104. Vgl. auch Goebel, Organographie II, 3. Aufl., S. 843.

Er stützt sich auf die Angaben von Mitten[1]), der die Antheridienstände folgendermaßen beschreibt: „antherae in spicis parvis pedicellatis congestae“ und weiter: „male spikes one line long, with numerous anthers imbedded in their substance“. Daraus geht hervor, daß sie einen kurzen „Stiel“ besitzen wie bei H. malaccense und sehr klein sind. Der übrige Bau blieb lange Zeit unklar und wurde erst von Goebel[2]) genauer geschildert.

Deutlich gestielt sind vor allem die am ungeflügelten Teil des Thallus entspringenden Äste. „Bei den weiter oben stehenden ist der Stiel kürzer oder ganz verschwunden.“ Diese leiten unmittelbar über zu H. flabellatum.

Ebenso wie die Fruchtäste können auch die Antheridienäste von H. Phyllantus auf ihrer Unterseite Rhizoiden entwickeln (Fig. 23 *I*).

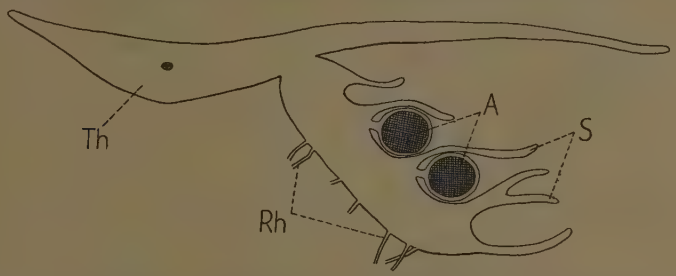



Fig. 24. H. Phyllantus, männlicher Ast im Längsschnitt mit Mutterthallus *(Th)*. *A* Antheridien, *S* Antheridienschuppen, *Rh* Rhizoiden. Vergr. 35 fach.

Dasselbe ist der Fall bei H. malaccense (Fig. 3 und 22), während bei H. flabellatum Rhizoiden weder an den männlichen noch an den weiblichen Ästen auftreten. Der primitivere Charakter der beiden anderen Arten spricht sich aber auch darin aus, daß an ihren Geschlechtssprossen, speziell den männlichen, der „Mittelnerv“ noch durch gestreckte Zellen im Gewebe angedeutet ist. Diese durchziehen bei H. malaccense die Antheridiensprosse fast in ihrer ganzen Länge und reichen bis nahe an die Spitze heran. H. Phyllantus dagegen zeigt sie nur ganz an der Basis, im „Stiel“, und deshalb nur an solchen Ästen, die mit einem Stiel beginnen.

Längsschnitte (Fig. 24) durch männliche Äste bestätigen zunächst Mittens Bemerkung, die Antheridien seien „imbedded in their substance“. Sie sitzen in schief nach oben gerichteten Höhlungen, und es könnte

1) Flora Novae-Zelandiae II, p. 164. London 1855.
2) Flora 96, 1906, S. 170ff.

der Anschein erweckt werden, daß sie ohne besondere Hüllschuppen seien. Ein diesbezüglicher Irrtum Schiffners[1]) wurde bereits von Goebel[2]) richtiggestellt. Die Antheridien sind zwar teilweise in den Thallus versenkt, werden aber auch von einer Schuppe überdacht, deren freie Oberfläche nur kleiner ist als bei H. malaccense. Auch ist ihr Rand stärker gefranst. Die Verhältnisse entsprechen dem Schema II der Goebelschen Abbildung zur Veranschaulichung des Übergangs von der Bedeckung des Antheridiums durch eine Schuppe zur Versenkung in eine Thallusgrube, während H. malaccense sich gemäß Schema I verhält[3]). Lehrreich ist auch der Vergleich der Flächenschnitte bei beiden Arten (Fig. 18 und 25). H. Phyllantus zeigt „involucra[4]) reticulatim connata" in viel ausgesprochenerem Maße.

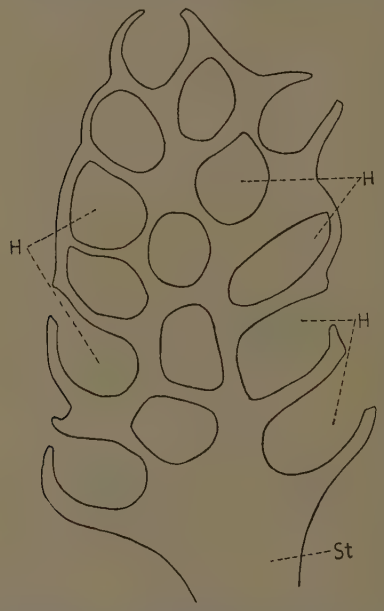



Fig. 25. H. Phyllantus, männlicher Ast im optischen Horizontalschnitt. *H* Antheridienhöhlen, *St* verschmälerte stielartige Basis. Vergr. 60 fach.

Wir müssen den Längsschnitt durch einen Antheridienast noch ergänzen durch den Querschnitt (Fig. 26), weil nur auf diesem die Flügelung deutlich zu erkennen ist. Jedoch sind die Flügel, verglichen mit denen des H. malaccense (Fig. 17), nur schmal. Man könnte bei Betrachtung der Aufsicht (Fig. 23 *II*) auf die Vermutung kommen, daß die Flügel teilweise in die Antheridienbildung miteinbezogen seien und deshalb vielleicht schmäler erschienen. Gegenüber H. malaccense ist ja der Thallus der männlichen Trägersprosse bei H. Phyllantus viel dichter mit Antheridien besetzt. Die Querschnitte (Fig. 26) aber zeigen, daß die Flügel bei H. Phyllantus trotzdem schmäler und schmächtiger sind als bei der malayischen Form. Auch ist ihr Rand bei weitem

1) In Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien I, 3, S. 54.
2) Flora 96, 1906, S. 174, Anm. 1.
3) Vgl. Organographie II, 3. Aufl., S. 846.
4) So nennt Stephani die Antheridien-Hüllschuppen.

weniger stark gelappt, darin an das nunmehr zu schildernde H. flabellatum erinnernd.

Die weiblichen Sexualäste von H. flabellatum sind seit Goebels Schilderung gut bekannt. Die von ihm gegebenen Abbildungen, auch die der männlichen und weiblichen Äste von H. Phyllantus, sind von Cavers[1]) übernommen worden. Von den Antheridiensprossen von H. flabellatum dagegen existieren bis heute noch keine richtigen Abbildungen und, wohl damit im Zusammenhang, auch keine zutreffenden Beschreibungen. Dies soll hier nachgeholt werden.

Die Autoren stimmen in der Ansicht überein, daß hier von einem Sproßgewebe nichts mehr zu erkennen ist, d. h. die Unterseite dieser

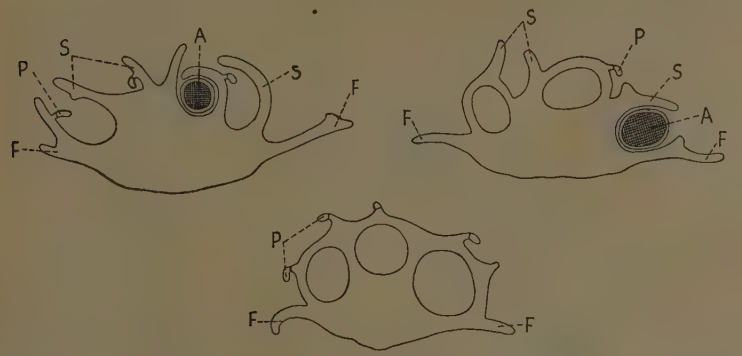



Fig. 26. H. Phyllantus, Querschnitte durch einen männlichen Ast. *A* Antheridien, *S* Antheridienschuppen, *P* Schleimpapillen, *F* Flügel des Thallus. Vergr. 60fach.

Äste gar nicht mehr zur freien Entwicklung gelangt, sondern mit dem Thallus, an welchem der Sexualast entspringt, im Zusammenhang bleibt. Es scheint mir diese Auffassung auf der sehr dürftigen Abbildung zu beruhen, die Leitgeb auf Tafel VII, Fig. 12 des 3. Heftes seiner Untersuchungen über die Lebermoose gibt und die bislang die einzige blieb. Denn die Abbildung bei Cavers[2]) ist zweifellos nach der Leitgebschen (nicht gerade zu ihrem Vorteil) modifiziert. Leitgeb besaß nur ausgewachsenes Material, weshalb er auch nicht in der Lage war, die Entwicklung zu verfolgen, die allein die Sproßnatur dieser männlichen Stände klarstellen könnte. So sind wir nur auf den Vergleich fertiger Stadien angewiesen, der zwar in diesem Fall außerordentlich über-

1) The New Phytologist IX, 1910, p. 197.

2) A. a. O., S. 201, Fig. 31 *II*. Dasselbe gilt auch für Fig. 31 *I*.

zeugend ist, aber durch die Entwicklungsgeschichte eine wesentliche Stütze erhalten könnte.

Leider stand auch mir nur Herbarmaterial zur Verfügung. Es erlaubt wenigstens, die ausgewachsenen Stadien genauer, als dies früher geschah, zu beschreiben. Während man bisher den Eindruck gewann, die Antheridienäste seien Scheiben, d. h. radiäre Gebilde („disciformes" nach Stephani), lehren die Abbildungen der Fig. 27, daß sie in Wirklichkeit dorsiventral sind. Der Längsschnitt Fig. 27 *I* stammt vom stielartigen Thallusabschnitt, II aus der spreitenartigen Region. Besonders in Fig. 27 *II* ist die Unterseite des Astes, wenn auch schwach, so doch noch deutlich entwickelt, er steht dort weiter vom Mutterthallus ab als auf der Oberseite, was schon auffällt, wenn man einen solchen Ast unter dem Präpariermikroskop von oben betrachtet. Das Längenwachstum kommt hier also schon frühzeitig zum Stillstand, zu einer Zeit, wo erst sehr wenig Sproßgewebe gebildet ist. Dies sollen die schematischen Bilder der Fig. 28 veranschaulichen.

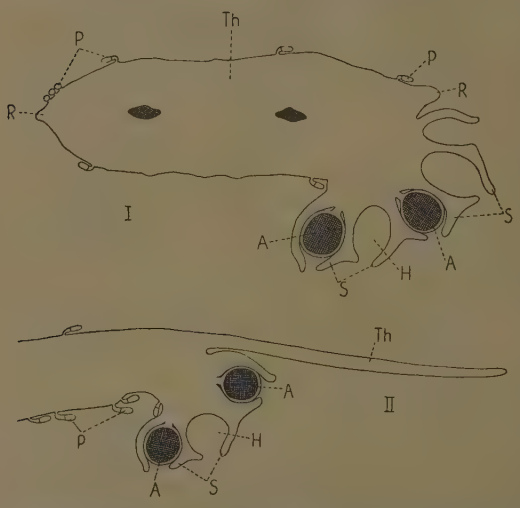



Fig. 27. H. flabellatum, Schnitte durch den Thallus mit längs getroffenen Antheridiensprossen: *I* vom oberen Ende des stielartigen Teils, *II* aus dem fächerförmigen Abschnitt. Vgl. Fig. 29. *A* Antheridien, *H* Antheridienhöhlen, *S* Antheridienschuppen, *Th* Mutterthallus, *R* dessen Ränder, *P* Schleimpapillen. Leitstränge schraffiert. Vergr. 40 fach.

Die stärker entwickelte Oberseite der männlichen Äste ist bedeckt mit Antheridien, die in ganz ähnlicher Weise wie bei H. Phyllantus in Höhlen eingebettet und von kurzen gezähnten Schuppen überdacht sind. Der Randsaum ist außerordentlich schmal[1]).

1) Die von mir untersuchten Pflanzen stammen aus dem Herbar Gottsche und sind von Dr. Ferd. Müller in Südaustralien (Apollo-Bay, Victoria) gesammelt.

Interessant ist der Vergleich mit den Antheridienästen am Thallus der Pseudoneuren, z. B. von Pseudoneura eriocaula G., die Leitgeb beschreibt[1]). Es sind verkürzte Lacinien, dabei halbmondförmig nach rückwärts und nach der Ventralseite des Tragzweiges gekrümmt. Es ist an ihnen mit der Hemmung des Längenwachstums auch eine Verstärkung der Dorsiventralität eingetreten, die in der relativen Förderung

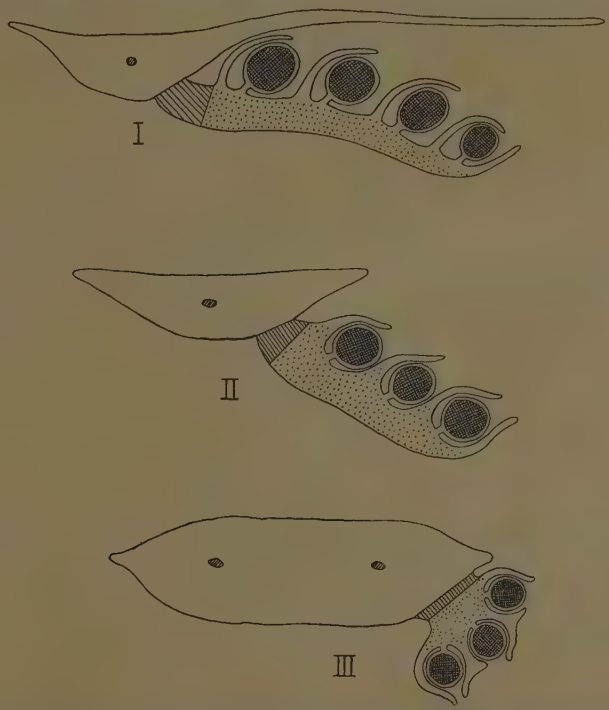



Fig. 28. Darstellung der Beziehungen zwischen den männlichen Sexualästen der Hymenophytum-Arten: *I* H. malaccense, *II* H. Phyllantus, *III* H. flabellatum. Schematisiert. Der Stiel ist jeweils schraffiert, das Sproßgewebe punktiert angedeutet.

der Oberseite gegenüber der Unterseite zum Ausdruck kommt und wie bei H. flabellatum Raum schafft für die Anlegung von Antheridien.

Noch ein Wort zur Stellung der männlichen Äste am Mutterthallus. Sie sind, wie auch Leitgeb[2]) angegeben hat, immer sehr zahlreich vorhanden, beginnen am Sprosse meist schon unterhalb seiner

1) A. a. O., 3. Heft, S. 51 und Taf. II, Fig. 10 und 11.
2) A. a. O., 3. Heft, S. 98.

ersten Gabelung und finden sich in gleicher Weise an den Gabelzweigen höherer Ordnung (Fig. 29). Nicht immer, aber sehr häufig steht ein Antheridienstand auch im Gabelungswinkel und namentlich in dem, den Gabelzweige erster Ordnung bilden, fehlt ein solcher nur in den seltensten Fällen. Vielfach sind die Antheridienäste auch gehäuft.

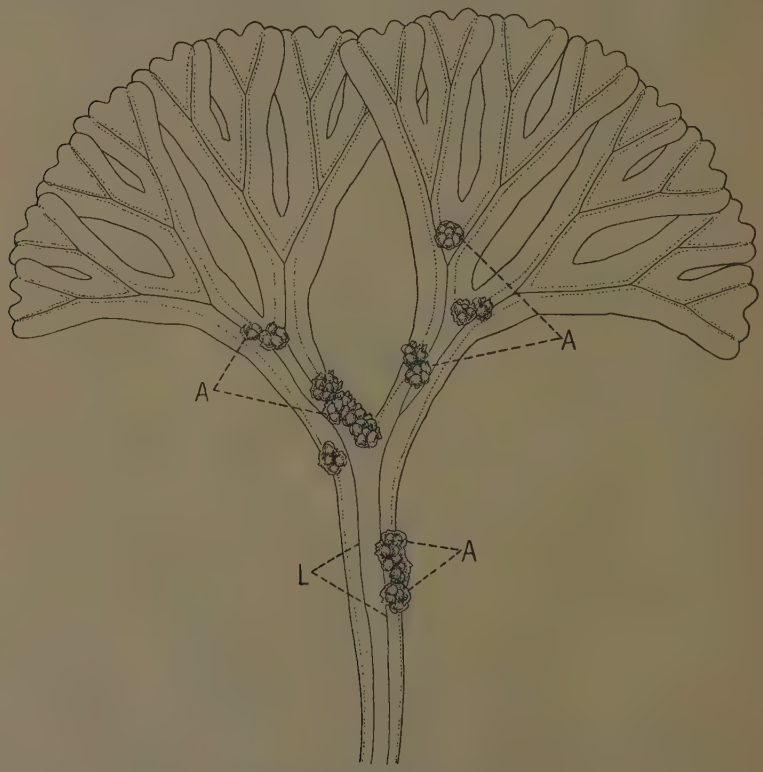



Fig. 29. H. flabellatum, Thallus einer männlichen Pflanze von der Unterseite. *A* Antheridienäste, *L* Leitstränge. Vergr.

Die männlichen Sprosse bei den drei behandelten Hymenophytum-Arten treten uns somit als Reduktionsreihe entgegen, an deren Anfang H. malaccense steht. Dieses schließt sich noch direkt an Blyttia an. H. Phyllantus dokumentiert sich in jeder Hinsicht als Übergangsform zwischen ersterer und H. flabellatum, das als die am meisten abgeleitete Art zu gelten hat.

Die weiblichen Sprosse dagegen sind viel gleichartiger und lassen eine Reduktion hauptsächlich in der Beschaffenheit des Thallusrandes erkennen, der bei H. malaccense stärker gelappt ist als bei H. Phyllantus. Den einfachsten Bau zeigt H. flabellatum, besonders deshalb, weil das Perichaetium auf eine Schuppe reduziert ist.

Der dadurch charakterisierten Reduktionsreihe läuft nun eine andere parallel, die in der zunehmenden Differenzierung des vegetativen Thallus besteht, was sich in den Wuchsformen ausdrückt. Diesen wollen wir uns anhangsweise noch zuwenden.

---

Anhang.

## Das Scheitelzellwachstum und die Wuchsformen des Hymenophytum-Thallus.

Die Verschiedenheit der Wuchsformen des Thallus bei den Hymenophytum-Arten beruht in erster Linie auf der Ausbildung der seitlichen Flügel, die entweder stark entwickelt oder teilweise bis ganz unterdrückt sind.

Es fragt sich also vor allem: wie kommen die Flügel des Thallus zustande? — was uns auf die Untersuchung des Scheitelzellwachstums des Hymenophytum-Thallus führt.

Wie schon bei Gelegenheit der Beschreibung der Formen von H. malaccense erwähnt wurde, stehen am Rand des Thallus zweizellige Schleimpapillen, die nur in den jüngeren Teilen vollständig erhalten sind, später aber zugrunde gehen und nur mehr an der meist stehen bleibenden unteren Zelle noch festzustellen sind. Diese Schleimpapillen stehen bei manchen Formen auf welligen Hervorragungen des Randes (Fig. 2), so daß, wie Goebel[1]) bemerkt, ein Anklang an die Gliederung des Randes anderer Lebermoose, z. B. von Blyttia Zollingeri u. a., sich ergibt.

Farmer[2]) meint zwar von den Randzähnen des Thallus der Blyttia decipiens: „they do not appear to be formed in a definite manner from the segments". Auch Leitgeb[3]) sagt mit Beziehung auf die Symphyogyna sinuata, es sei schwierig, sich darüber Gewißheit zu verschaffen, ob jedem Segmente ein Laublappen entspricht, da die Segmentgrenzen schon nahe am Scheitel oft nicht mehr erkennbar sind — eine

1) Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXXIX, 1928, p. 92.
2) A. a. O., p. 42.
3) A. a. O., 3. Heft, p. 70.

Schwierigkeit, die auch bei Hymenophytum zu schaffen macht. Dagegen konnte Goebel[1]) für andere Symphyogyna-Formen feststellen, daß aus jedem Segment der zweischneidigen Scheitelzelle ein Anhangsorgan hervorgeht, das entweder zu einem „Blatt" auswächst oder nur unbedeutende Größe erreicht, indem die Sproßachse selbst unter starker Verbreiterung zum Thallus sich ausgestaltet. So dürfte es auch bei Blyttia Zollingeri sein, wo die Randzähne des Thallus bald nur aus wenigen Zellen, bald aus einer kleinen Zellfläche bestehen (Fig. 13).

Es wäre nun, wie Goebel[2]) vermutet, möglich, daß die Papillen am Thallusrand von Hymenophytum je einem seitlichen Segment der Scheitelzelle entsprechen, mithin Andeutungen einer höheren Gliederung des Thallus wären, zumal eine solche an den Geschlechtsästen tatsächlich regelmäßig zu beobachten ist. Aber die Papillen sitzen dort, wie oben[3]) schon hervorgehoben wurde, nicht oder doch nicht regelmäßig an den Spitzen der Randlappen, so daß es von vornherein fraglich erscheint, ob diese den Randpapillen des sterilen Thalluskörpers entsprechen.

Andererseits aber ist es Mader[4]) gelungen, den ebenfalls ganzrandigen Mörckia-Thallus durch geeignete Beeinflussung zur Ausgliederung blattähnlicher Randlappen zu bringen, die neben der Scheitelzelle hervorwachsen und vielleicht auch segmentweise auftreten.

Klarheit kann auch bei Hymenophytum nur die Untersuchung des Scheitelzellwachstums bringen, das sowohl an fertilen wie an sterilen Thallusästen zu verfolgen ist.

Schon Leitgeb[5]) hat den Vegetationspunkt von H. flabellatum untersucht und gefunden, daß er, wie bei Blyttia, mit zweischneidiger Scheitelzelle wächst. Jedes Segment zerfällt durch eine Periklinale in zwei Zellen, in eine Innen- und Außenzelle. Letztere wird durch zwei schiefe, nach der Rücken- und Bauchseite geneigte Wände in drei Zellen zerlegt, von denen die nach der Dorsalseite des Scheitels gelegene als die Dorsalzelle des Segmentes, die nach der Bauchseite gelegene als seine Ventralzelle und die von beiden eingeschlossene als die Medianzelle bezeichnet sei. Die mittlere Zelle bildet, nachdem sie noch einmal seitliche Zellen abgegeben hat, durch Auswachsen unter wiederholten Teilungen senkrecht zur Thallusoberfläche die einschichtigen Flügel; aus der Dorsal- und Ventralzelle samt den seitlichen Abschnitten der Medianzelle geht das Gewebe des Mittelnerven hervor.

1) Flora 77, 1893, S. 99f.
2) Flora 96, 1906, S. 184 und Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXXIX, 1928, p. 93.
3) Vgl. S. 196f.
4) Untersuchungen über die Gattung Mörckia Gott. Planta 8, 129, S. 742.
5) A. a. O., 3. Heft, S. 90ff.

Leider geben Leitgebs Bilder[1]) keinen Aufschluß über eine etwaige Zuordnung der Papillen zu den einzelnen Segmenten. Und er sagt selbst[2]): „Was die Stellung der randständigen Keulenhaare betrifft, so scheinen sie allerdings manchmal in einer abwechselnd nach rechts und links umspringenden Zickzacklinie aufeinander zu folgen und damit die genetische Aufeinanderfolge der Segmente zu wiederholen. In anderen Fällen aber läßt sich eine solche regelmäßige Stellung nicht herausfinden, und da weiters die Segmentgrenzen schon zunächst der Scheitelzelle nur mehr schwer erkennbar sind, so muß ich es ungewiß lassen, ob in der Tat jedes Segment nur ein randständiges Keulenhaar produziert, oder ob in dieser Beziehung eine Gesetzmäßigkeit nicht vorhanden ist."

In Fig. 30*I* ist die Scheitelregion eines sterilen Thallusastes von H. malaccense in Aufsicht dargestellt[3]). Die Scheitelzelle liegt bei S, sie steht vor der Abgabe eines Segmentes nach der rechten Seite. Die Segmente, deren Grenzen hier in ziemlich großer Entfernung vom Scheitel noch gut erkennbar sind, haben wir durch stärkere Eintragung der betreffenden Zellwände in der Zeichnung markiert. Keulenhaare finden sich, in der Region der Rippe, auf der Ober- und Unterseite des Thallus in großer Zahl, besonders auch am Thallusrande, wo sie uns vor allem interessieren. Es geht aus Fig. 30*I* ohne weiteres hervor, daß den Segmenten nicht nur eine Papille zukommt, sondern daß deren mehrere entstehen und anfangs sogar aus jeder Randzelle eine Papille hervorwächst. Beim weiteren Wachstum des Segments werden dann die gehäuften Papillen durch Teilungen der Randzellen auseinandergerückt und meist gleichmäßig am Thallusrand verteilt, wie Fig. 30*I* zeigt. Manchmal stehen sie auch einander paarweise oder zu dreien genähert.

In Fig. 30*II* ist der Scheitel eines älteren Sprosses wiedergegeben. Er liegt auch hier in einer apikalen Einbuchtung des Thallus. Die Scheitelzelle hat eben ein Segment abgeschnitten. Aber der Sproß nähert sich dem Stadium, wo er sein Längenwachstum zugunsten ventraler Verzweigung abzuschließen sich anschickt. Die Segmentabgabe ist bereits verlangsamt, so daß die marginalen Papillen sich nicht mehr „stauen", sondern schon nahe dem Scheitel auseinandergeschoben sind.

Die Randpapillen geben uns also hier keine Andeutung der Segmentierung oder von Blattbildung. Jedes Segment enthält eine

1) A. a. O., Taf. VII.

2) A. a. O., S. 94.

3) Zur Untersuchung wurde die Berhala-Form verwendet, weil bei ihr die Wellung des Randes am meisten hervortritt, mithin eine Beziehung derselben zur Blatt- bzw. Zipfelbildung der Geschlechtssprosse noch am ehesten zu erkennen sein müßte.

Mehrzahl davon. Dies bestätigt auch die Untersuchung der Geschlechtsäste.

Da diese eine ähnliche Zähnung oder Lappung des Randes erkennen lassen wie der Thallus mancher Symphyogyna- oder Blyttia-

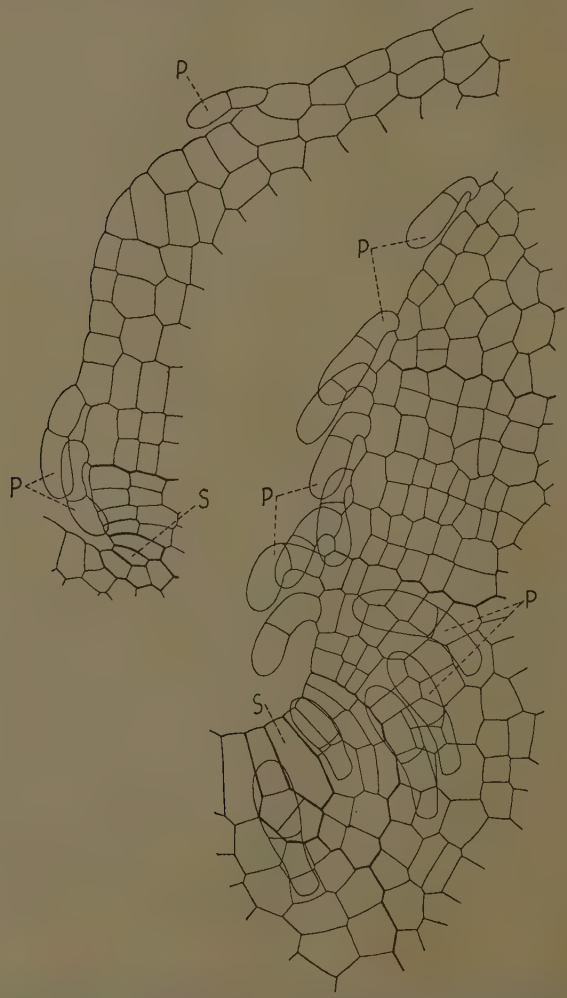



Fig. 30. H. malaccense (Berhala-Form), Dorsalansichten des Scheitels. *P* Schleimpapillen, *S* Scheitelzelle. Die Segmentgrenzen sind durch stärkere Linien markiert. Sonstige Erklärung im Text. Stark vergr.

Arten, so ist zu erwarten, daß schon in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes blattartige Emergenzen sich bilden. Dies ist der Fall, wie die Ansichten der Fig. 31 lehren. Und zwar entspricht jedem Segment ein solcher Blattzipfel. Man kann sogar die unterschlächtige Deckung der Zipfel erkennen, am besten in der Ventralansicht (Fig. 31 *I*). Später allerdings wird diese wieder verwischt infolge der starken Entwicklung

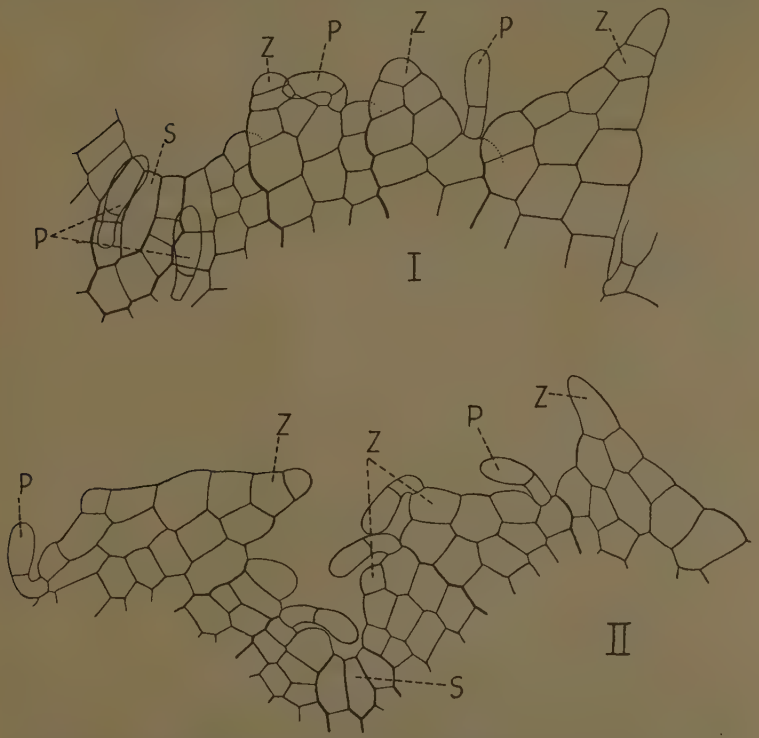



Fig. 31. H. malaccense (Berhala-Form), Scheitelregion männlicher Sexualäste: *I* von der Unterseite, *II* von der Oberseite. *S* Scheitelzelle, *Z* Blattzipfel, *P* Schleimpapillen. Segmentgrenzen durch stärkere Linien markiert. Stark vergr.

des flächenhaften Thallusteils, wodurch die Blätter auseinandergezogen werden. Spuren davon zeigt noch Fig. 19, wo der Blattzahn in der Mitte über der scheitelwärts angrenzenden Zelle liegt.

Es müßte nun, wenn an den sterilen Sprossen tatsächlich jede Papille einem Blattende entspräche, an der Spitze jedes Blattzahns der Geschlechtssprosse ebenfalls eine Papille stehen. Dies habe ich nur in

seltenen Ausnahmefällen (Fig. 31 *II*) beobachtet, sonst stehen die Keulenhaare regelmäßig zwischen den Zipfeln (Fig. 19). Daraus geht hervor, daß auch an den sterilen Sprossen die Papillen mit der Segmentierung nicht in direkte Beziehung gebracht werden können. Ihre Anordnung würde sich wohl auch durch experimentelle Beeinflussung klären lassen. Denn es ist anzunehmen, daß die Lager (wenigstens von H. malaccense) ähnlich modifizierbar sind wie bei Mörckia Flotowiana und in Wasserkultur zur Blattbildung übergehen, während normalerweise die Segmente gleichmäßig zu den Thallusflügeln heranwachsen.

Dieser Vorgang ist offenbar auch in anderer Weise von äußeren Faktoren beeinflußbar, denn daraus ergeben sich die verschiedenen Wuchsformen der einzelnen Arten sowohl wie die Verschiedenheiten, die ein und dieselbe Spezies, besonders H. malaccense, darin zeigt.

Am auffallendsten ist die Differenzierung des Thallus in einen oberirdischen blattähnlichen und in einen im Substrat steckenden rhizomartigen Teil bei H. flabellatum, merkwürdig auch deshalb, weil mit dem Übergang zur Flächenbildung hier der Thallus seine Wachstumsrichtung ändert und vom Substrat sich erhebt. Goebel[1]) bezeichnet, unter Vergleich mit dem Verhalten von Dunkelkulturen des Thallus von Fegatella conica, die Erscheinung als „autonomes Etiolement", indem er annimmt, daß die Sprosse der Einwirkung des Lichtes sich zeitweise entziehen, sozusagen blind sind, d. h. so wachsen, als ob Licht, auch wenn es vorhanden ist, fehlte. „Sobald diese Unempfindlichkeit gegen die gestaltbeeinflussende Lichtwirkung wieder aufgehoben ist, breiten sich die Thallusäste flach aus, erhalten aber, da sie über das Substrat emporgehoben und dem Lichte ausgesetzt sind, ein begrenztes Wachstum und bilden keine Rhizoiden."

Es können jedoch, wie Goebel weiter gezeigt hat, die Lacinien des fächerförmigen Thallusteiles das Wachstum wieder aufnehmen und sogar zu Ausläufern sich weiter entwickeln. Maßgebend ist dafür die Kultur der Pflanze bei herabgeminderter Beleuchtung und in sehr feuchter Luft, also unter Bedingungen, die normalerweise im Substrat ihres Standortes verwirklicht sind. Und da Goebel diese Art der Weiterbildung der geflügelten Sprosse gerade an Exemplaren erhielt, welche von Laubmoosen stark überwuchert wurden, so nimmt es nicht wunder, daß nach Leitgeb[2]) auch an natürlichen Standorten Ähnliches vorkommt, z. B. aus der Einbuchtung des Vorderrandes der Zipfel abermals ein anfangs stielartiger und erst allmählich zur fächerartigen Laub-

1) Flora 96, 1906, S. 171ff und Organographie I, 3. Aufl. 1928, S. 590f.
2) A. a. O., 3. Heft, S. 102, Anm. 2.

fläche sich verbreiternder Thallusteil entspringt, „der nicht etwa ein den früheren Sproß fortsetzender Seitensproß, sondern in der Tat die unmittelbare Fortsetzung der früheren Achse“ darstellt.

Der spreitenartige Teil des Umbraculum-Thallus ist fächerförmig in einer Ebene ausgebreitet. Es wird in der Literatur nichts darüber angegeben, ob dies nur an schattigen Standorten bzw. an solchen, wo das Licht nur einseitig einfällt, der Fall ist oder auch an offenen Lokalitäten. Ich werde auf die Frage durch das Verhalten der Blyttia Zollingeri vom Sipintu und der mit ihr zusammenwachsenden kleinen Trichomanes-Art geleitet[1]). Beide Pflanzen traten dort teils an exponierten Stellen, teils unter überhängenden Felsblöcken auf, und zwar in zwei verschiedenen Wuchsformen, wozu man die Fig. 32 *I* und *II* heranziehen möge. Im Schatten war sowohl der Thallus der Blyttia wie die Blattspreite von Trichomanes flach, d. h. in einer Ebene ausgebreitet und etwa senkrecht zum Lichteinfall orientiert (Fig. 32 *I*). Im Lichte dagegen hatte sich die Thallusfläche, ohne daß etwa Welkungserscheinungen eine Rolle dabei gespielt hätten, eingerollt, wie Fig. 32 *II* zeigt, die darin in auffallenderweise mit einem Sonnenblatte der kleinen Trichomanes Art übereinstimmt (Fig. 32 *III*). Auch sonst beobachtet man bei Farnen, daß die Entfaltung der Spreite im Lichte unvollständig ist gegenüber Schattenpflanzen. Bei Aspidium cucullatum (Batak-Hochfläche, Sumatra, Februar 1929) bilden die Blattfiedern gewöhnlich einen Winkel von etwa 50° miteinander, sind sich also auf der Oberseite genähert; an Schattenblättern dagegen sind sie alle in einer Ebene angeordnet. Dasselbe gilt für den in den Mangrove-Sümpfen weitverbreiteten Riesenfarn Acrostichum aureum. Den Gründen für diese Erscheinung nachzugehen, liegt nicht im Sinne dieser Abhandlung. Wir erwähnten sie nur, weil vielleicht dasselbe an H. flabellatum beobachtet werden könnte.

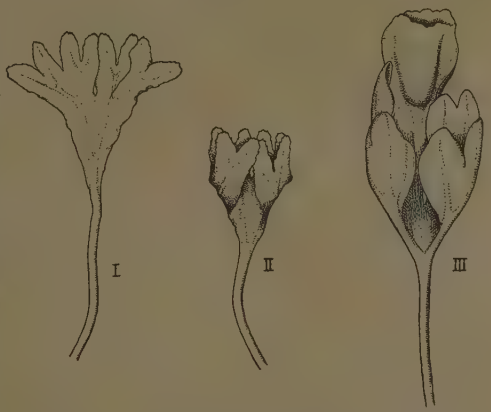



Fig. 32. *I*, *II* Blyttia Zollingeri vom Sipintu: *I* Schatten-, *II* Lichtform des Thallus. *III* Lichtform eines Blattes von Trichomanes spec., das mit Blyttia Zollingeri zusammen wuchs.

Auch der Thallus von H. Phyllantus ist an der Basis gestielt, sogar meist in recht auffallender Weise; jedoch erhebt sich der Stiel nicht über das Substrat. Von autonomen Etiolement wird man hier also nicht reden, sondern die Erscheinung in Zusammenhang bringen mit der Entstehung der Sprosse. Die Keimungsgeschichte von Hymeno-

1) Vgl. oben S. 191, Anm. 1.

phytum ist leider noch unbekannt, also auch das erstmalige Zustandekommen der Mittelrippe und der Flügelung des Thallus. Wir können den Stiel aber vielleicht analog dem Auftreten von Niederblättern am Sporophyten der höheren Pflanzen verstehen. So ließe sich auch die Stielung der Ventralsprosse erklären, die ebenso bei Mörckia, Blyttia und Symphyogyna wiederkehrt. Auch die Seitensprosse der Samenpflanzen können mit einer rudimentären Beblätterung, den sogenannten Vorblättern, beginnen, die man „nicht ohne Sinn mit den Kotyledonen verglichen, sie wohl geradezu ‚Koteyledonen des Zweiges' genannt" hat[1]). So könnte man in analoger Weise von einer „Niederblattregion" an den Ventralsprossen des Blyttieenthallus sprechen, die der normalen ungehemmten Ausbildung der Laubfläche erst nach Erstarken des Sproßes Platz macht. Näher noch liegt der Vergleich mit den foliosen Lebermoosen und den Laubmoosen, wo ebenfalls Nieder- und Hochblätter vorkommen[2]). Bei Bazzania (Mastigobrium) trilobata z. B. erwähnt Goebel[3]) folgenden Versuch. Die für diese Art charakteristischen flagellenartigen Ventralsprosse sind mit drei Reihen von Niederblättern besetzt. Schneidet man sie ab und läßt sie im Lichte weiterwachsen, so gehen sie zur normalen Beblätterung der Pflanze über. Dies paßt um so mehr auf Hymenophytum, als ja das Flügelgewebe den Blättern anderer Formen entspricht. Mangelnde Lichtinduktion scheint mir also bei der Stielung der Ventralsprosse dieser Gattung nicht vorzuliegen, wenn dem Licht natürlich sonst auch eine wichtige Rolle bei der Ausbildung der Thallusflügel zufällt und z. B. die im Boden kriechenden oder sonstwie bedeckten Teile des Thallus (rasiger Wuchs) fadenförmig bleiben.

Merkwürdig ist die Wuchsform von H. malaccense[4]). Schon Stephani[5]) schreibt: „Alae saepe asymmetricae, altero latere ad limbum angustum reductae vel omnino deficientes, altero bene evolutae, saepe in plano falcatae" (Fig. 34 *J*) und sagt dann weiter: „Die unsymmetrische Ausbildung derselben ist sehr auffallend und kann nicht vom Mangel des Lichtes herrühren, da H. Phyllantus ganz ebenso rasig wächst und ganz symmetrische Ausbildung zeigt."

Diese Bemerkung bedarf zunächst einer Berichtigung. Erstens: die asymmetrische Form des Thallus kommt, wie schon oben erwähnt, auch bei H. Phyllantus vor. Goebel[6]) beobachtete sie an bei Mel-

1) Eichler, Blütendiagramme I, S. 21.
2) Vgl. Goebel, Organographie II, 3. Aufl., S. 727 und 940.
3) Organographie, 1. Aufl., p. 88. Ebenso 3. Aufl., II, S. 728.
4) Vgl. oben S. 160.
5) Species Hepaticarum I, S. 307 f.
6) Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXXIX, 1928, p. 94.

bourne im Jahre 1898 gesammelten Pflanzen. Zweitens: sie hängt nicht unbedingt mit dem rasigen Wuchs zusammen — im Gegenteil: man findet, wenn die Pflanze rasig wächst, gerade auffallend wenig asymmetrische Thalli[1]). Regelmäßig dagegen treten sie an Pflanzen auf, die vertikales Substrat, besonders Felsblöcke, bewohnen (Fig. 33 *I* und *II*)[2]). Es wäre also sehr wohl möglich, daß einseitiger Lichtmangel die Ursache dieser Wuchsform ist. Zunächst aber müssen wir die Frage noch genauer präzisieren.

Wir haben oben gesehen, daß für das Auswachsen der Lacinien von H. flabellatum zu ausläuferartigen Sprossen zweierlei maßgebend ist: herabgeminderte Beleuchtung und sehr feuchte Luft. Stellen wir uns nun vor, daß ein solcher Sproß von H. flabellatum nur einseitig unter die angegebenen Bedingungen gerät, so wird er sich asymmetrisch entwickeln, d. h. nur auf einer Seite einen Flügel ausbilden. Einseitig aber sind solchen Bedingungen Thalli von H. malaccense ausgesetzt, die an vertikalem Substrat wachsen.

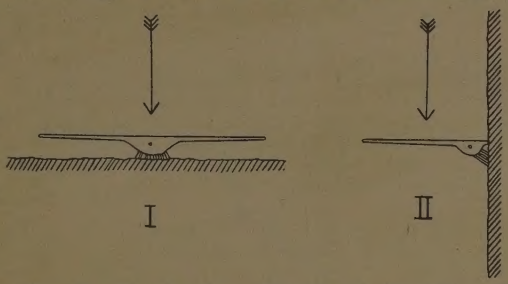



Fig. 33. H. malaccense, Schemata zur Darstellung der Wuchsform auf horizontalem *(I)* und an vertikalem Substrat *(II)*. Die Pfeile geben die Einfallsrichtung des Lichtes an.

Die Wachstumsrichtung solcher Pflanzen pflegt eine sehr regelmäßige zu sein. Sie sind der Unterlage in horizontaler Richtung angeschmiegt, so daß der Vegetationskörper gesimsartig davon absteht und ungefähr senkrecht zum Einfall des Lichtes orientiert ist (Fig. 33 *II*). In diese Lage gerät der Thallus wohl schon auf den ersten Stadien der Keimung, wenn, wie das wahrscheinlich ist, die Spore ein Keimband gebildet hat. Schon dieses wird seine Fläche senkrecht den einfallenden Lichtstrahlen darbieten und nicht vom Feuchtigkeit spendenden Substrat weg, sondern ihm entlang wachsen. Auf der der Unterlage genäherten Seite dürften sich Rhizoiden entwickeln. Es wäre das in Übereinstimmung mit dem Verhalten der Keimscheibe der Marchantiacee Preissia commutata oder dem vieler Farnprothallien[3]). Wenn die Pflanze

1) Vgl. oben S. 176.
2) Vgl. oben S. 170.
3) Vgl. dazu Goebel, K.: Über die Einwirkung des Lichtes auf die Flächen-

erstarkt und sich das Lager in Rippe und Flügel differenziert, so werden für die Ausbildung der letzteren die oben schon angegebenen Bedingungen maßgebend werden, d. h. es wird sich auf der dem Substrat anliegenden Seite kein Flügel entwickeln. Daß diese Überlegung zutrifft, scheint mir aus Fig. 34 *III* hervorzugehen, in der eine Pflanze

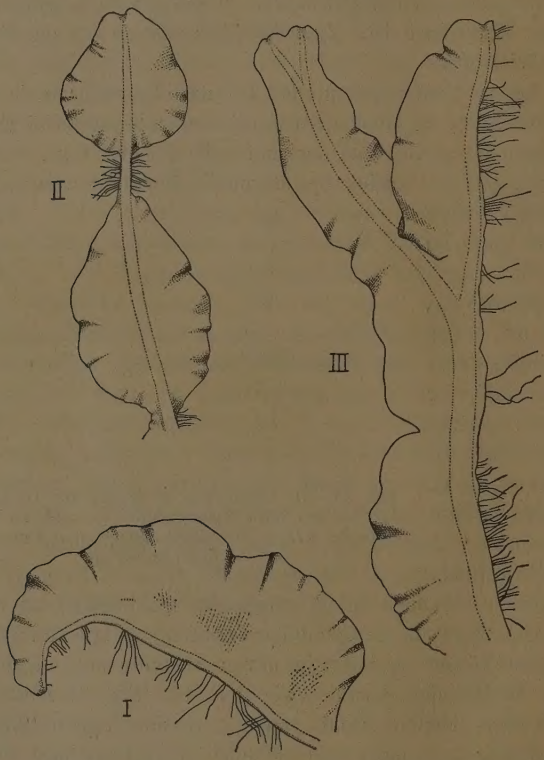



Fig. 34. H. malaccense, Wuchsformen: *I* einseitig geflügelter Thallus; *II* unterbrochen geflügelter Thallus; *III* einseitig geflügelter Thallus, der auf der vom Substrat abgekehrten Seite einen Seitenast entwickelt hat, der sich abermals gabelt. Vergr.

dargestellt ist, die einseitig dem Substrat angeschmiegt wuchs und auf der davon abgekehrten Seite einen lateralen Trieb gebildet hatte. Dieser selbst ist zweiflügelig und symmetrisch, der Mutterthallus dagegen asymmetrisch.

entwicklung der Farnprothallien (Recueil des Traveaux botaniques néerlandais, XXV a, 1928, p. 122) und die ältere dort zitierte Literatur.

Druck von Anton Kämpfe in Jena.
Printed in Germany.

*Verlag von Gustav Fischer in Jena*

# Die Sexualität der niederen Pflanzen

## Differenzierung, Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Thallophyten

Von

**Dr. Hans Kniep**

o. ö. Professor der Botanik an der Universität Berlin

Mit 221 Abbildungen im Text VI, 544 S. gr. 8° 1928 Rmk 30.—, geb. 32.—

Inhalt: Historische Vorbemerkungen. / 1. Algen: Chrysophyceae. Cryptomonadales. Heterocontae. Conjugatae. Diatomeae. Volvocales. Tetrasporales. Protococcales. Ulothrichales. Siphonocladiales. Siphonales. Phaeophyceae. Rhodophyceae. Charales. / 2. Myxomycetes. / 3. Pilze: Phycomycetes. Ascomycetes. Basidiomycetes. — Schlußbemerkungen. — Literatur. Register

Es bedarf heute wohl keiner besonderen Begründung mehr, daß gerade die Tallophyten der Lösung zahlreicher mit dem Sexualitätsproblem zusammenhängender Fragen einen viel weiteren Spielraum bieten als die bisher vorzugsweise behandelten höheren Pflanzen und Tiere. Bei ihnen liegen ja nicht nur die Wurzeln der (polyphyletisch entstandenen) geschlechtlichen Entwicklung im Pflanzenreich, sie zeigen zugleich in ihrem sexuellen Verhalten eine Vielgestaltigkeit, die im gesamten Organismenreich einzig dasteht. So ist es begreiflich, daß man beim Studium auch allgemeiner Probleme der Sexualbiologie mehr und mehr auf diese Pflanzengruppe zurückgreift.

Die Darstellung von Kniep soll dazu beitragen, diese Arbeit zu erleichtern, indem sie die Differenzierungsstufen und die Verteilung der Geschlechter aufzuzeigen und der Frage nachzugehen sucht, ob bei der Geschlechtsbestimmung genotypische Bedingtheit, also ein Zusammenhang mit der Reduktionsteilung gegeben ist oder nicht. Die Algen und Pilze werden im weitesten Sinne behandelt. Viele Gruppen, wie die Cyanophyceen, Peridineen, ein großer Teil der Protococcales, Caulerpa u. a. schieden von vornherein aus, da bei ihnen sexuelle Fortpflanzung entweder gar nicht oder doch nicht sicher bekannt ist. Auch von der Behandlung der Bakterien hat der Verfasser abgesehen, da die bei ihnen beschriebenen geschlechtlichen Vorgänge erst eine Klärung durch weitere Untersuchungen erfordern.

Zeitschrift für Botanik, Bd. 21 (1929), Heft 6: Das Buch ist aus Notizen hervorgegangen, die der Autor zum Gebrauch bei seinen bekannten Arbeiten auf diesem Gebiet angefertigt hat. Es ist geschrieben in einer ungemein sachlichen Art, die streng scheidet zwischen den reellen Ergebnissen von Beobachtungen und Versuchen auf der einen, den an sie geknüpften Folgerungen und Hypothesen auf der anderen Seite. Das gesamte Tatsachenmaterial wird kritisch gesichtet, die Verbindung der einzelnen Facta mit Hilfe der aus den eigenen Arbeiten gewonnenen Erfahrung zur einfachst möglichen Hypothese oder Theorie vorgenommen; die übliche Nomenklatur nach Möglichkeit beibehalten, vereinheitlicht, im Sinn präzisiert und ohne Ängstlichkeit verwandt, zugleich sehr sparsam und nur in Fällen absoluter Notwendigkeit vermehrt. Mit diesen Mitteln wird das schwierige Gebiet unter Bearbeitung der gesamten Literatur angegriffen und dargestellt.

Die Einteilung ergibt sich aus den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhängen, die aus den Sexualitätserscheinungen z. T. neue Beziehungen gewinnen. . . . Kniep verzichtet darauf, eine allgemeine kausale Theorie der Sexualität zu geben, wie das Hartmann im Anschluß an Bütschli und Schaudinn versucht hat. Die Bedeutung des polyphyletisch entstanden gedachten Sexualvorgangs verlegt er in die Amphimixis, der eine variabilitätserhöhende Funktion und damit eine Bedeutung in der Artbildung zugeschrieben wird. Knieps Buch ist ein Musterbeispiel der „Neuen Sachlichkeit". . . . Burgeff

Hedwigia, Bd. 68 (1929), Heft 2: In dem schönen Werk von Kniep ist die gesamte Literatur, die sich auf die Sexualität der Tallophyten bezieht, verwertet und kritisch gesichtet worden, wobei Verfasser sich auch auf eigene, durch langjährige Forschung gewonnene Resultate stützen konnte. Die Arbeit wird für die Orientierung in diesen Fragen von unschätzbarem Werte sein; sie zeigt die Vielgestaltigkeit der polyphyletisch entstandenen Sexualität in den einzelnen Gruppen und weist auch darauf hin, wieviel Aufgaben noch der Lösung harren. . . . R. Pilger

# Organographie der Pflanzen

## insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen

Von

**Dr. K. Goebel**
Professor an der Universität München

*Vor kurzem erschien:*

Zweiter Teil:

## Bryophyten / Pteridophyten

Dritte, umgearbeitete Auflage

Mit 850 Abbildungen im Text

X und S. 643—1378 1930 Rmk 35.—, geb. 37.—

Auch für den zweiten Band der „Organographie" ergab sich bei der Neubearbeitung vielfach die Notwendigkeit von Ergänzungen und Änderungen. Es stieg dementsprechend nicht nur der Umfang, sondern auch die Zahl der Abbildungen von 731 auf 850. Andererseits waren auch einige Streichungen notwendig, um die Darstellung noch mehr als früher auf ihre eigentliche Aufgabe: die der Schilderung der Organbildung der lebenden Bryophyten und Pteridophyten zu beschränken. Es unterblieb also bei den letzteren die Heranziehung der fossilen Formen und die Erörterung phylogenetischer Probleme.

Die Darstellung stützt sich in erster Linie auf eigene Untersuchungen. Eine auch nur annähernd vollständige Erwähnung der Literatur lag nicht in der Absicht des Verfassers.

Eine Neubearbeitung des dritten Teiles ist derzeit nicht beabsichtigt; die 2. Auflage kann aber ohne weiteres zusammen mit den in 3. Auflage erschienenen Teilen 1 und 2 benutzt werden.

Erster Teil:

## Allgemeine Organographie

Dritte, umgearbeitete Auflage

Mit 621 Abbildungen im Text

IX, 642 S. gr. 8° 1928 Rmk 30.—, geb. 32.—

Dritter Teil:

## Spezielle Organographie der Samenpflanzen

Zweite Auflage

IX, 581 S. 1922—23 Rmk 17.—, geb. 19.—

Ergänzungsband:

**Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung.** Zweite, neubearbeitete Auflage. Mit 278 Abbild. im Text. X, 565 S. gr. 8° 1924 Rmk 20.—, geb. 22.—

---

Diesem Heft ist ein Prospekt beigefügt vom Verlag Gustav Fischer in Jena, betr. **„Vegetationsbilder"**, hrsg. von G. Karsten und H. Schenck.